

# DIE KONIFEREN DES OBERKARBONS UND DES UNTEREN PERMS

VON  
RUDOLF FLORIN

SECHSTES HEFT

MIT TAFEL CLXVII—CLXXII SOWIE 44 ABBILDUNGEN IM TEXT UND AUF 20 BEILAGEN

5610-57

6.

## Inhalt.

	Seite
Morphologie und Anatomie der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen	366
Morphologie der Vegetationsorgane	366
Die Hauptachse	366
Die lateralen Sproßsysteme	370
Die Laubblätter	377
Anatomie der Vegetationsorgane	390
Die Sproßachse	390
Bau des Primärholzes	390
Bau des Sekundärholzes	391
Bau des Markes	398
Die Rinde mit den Blattbasen	400
Die Laubblätter	401
Innerer Bau	401
Epidermisstruktur	402
Morphologie der Reproduktionsorgane	415
Verteilung der Geschlechter	415
Stellung der weiblichen Zapfen	418
Stellung der männlichen Zapfen	423
Morphologie der weiblichen Zapfen und der Samenanlagen	425
Morphologie der männlichen Zapfen, einschließlich der männlichen Reproduktionsorgane der <i>Cordaitales</i>	434
Morphologie der Mikrosporen	449
Anatomie der Reproduktionsorgane	453
Die weiblichen Zapfen	453
Die männlichen Zapfen	455
Tafel-Erklärungen zu Tafel CLXVII—CLXXII	63

Palaeontographica. Bd. LXXXV. Abt. B.



Teil einer H  
ien zweier  
erzel 19

## Morphologie und Anatomie der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen.

### Morphologie der Vegetationsorgane.

#### Die Hauptachse.

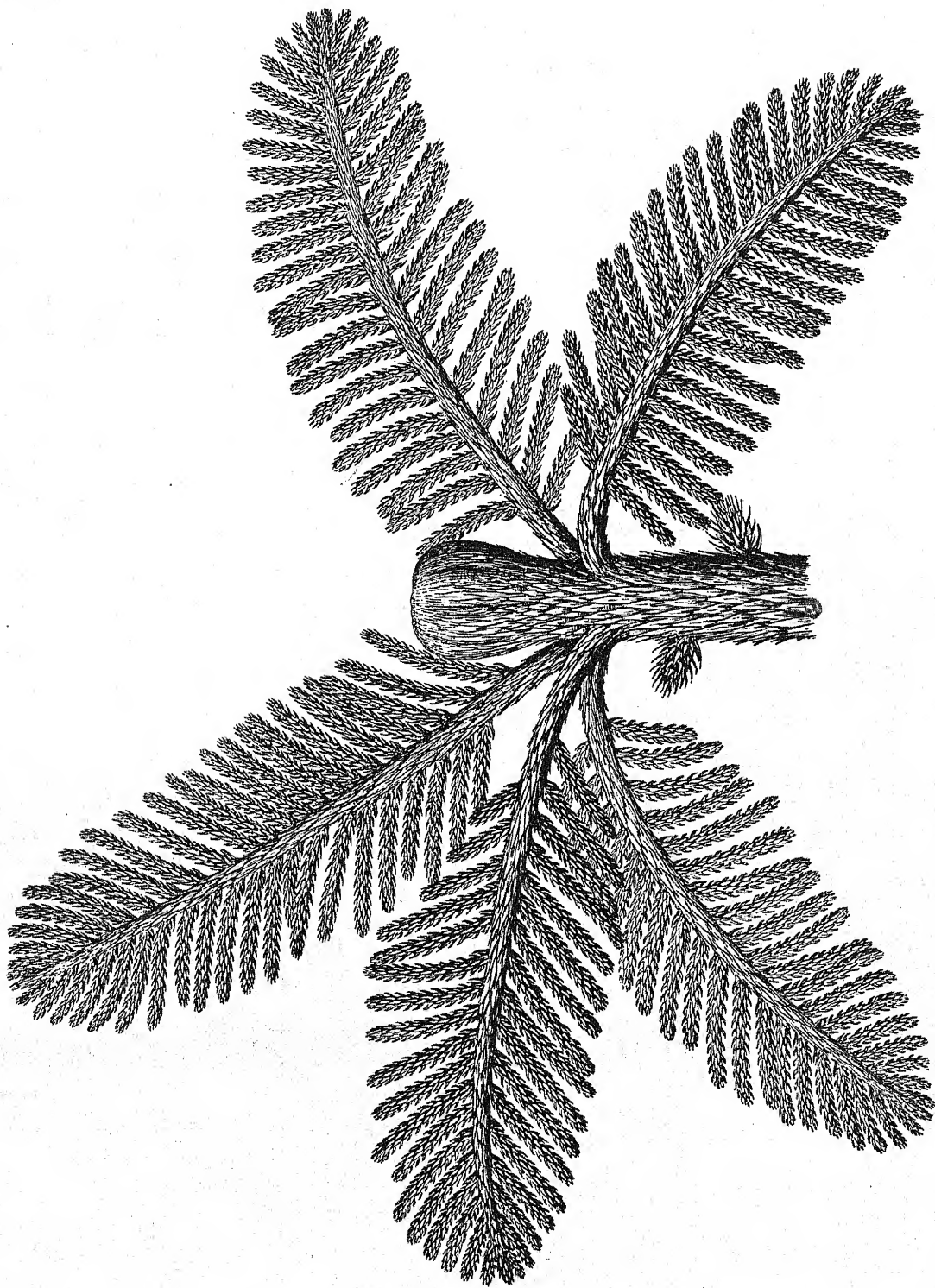
Von der Tracht oder Wuchsform der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen war bisher wenig bekannt. In der Regel hat man sich die sog. Walchien (*Lebachia*, *Ernestiodendron* und *Walchia*) als baumförmige, habituell an die rezenten Araukarien der Sekt. *Eutacta* erinnernde Holzgewächse vorgestellt (vgl. STERZEL 1918, p. 307), obwohl nicht einmal die paläobotanischen, geschweige denn die botanischen Handbücher nähere Angaben darüber enthalten. GOTHAN (1937, p. 512; vgl. S. 234 in der vorliegenden Arbeit) ist aber kürzlich in bezug auf *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* zu einer recht abweichenden Auffassung gekommen, indem er schreibt:

„Ich möchte ... die Vermutung aussprechen, daß es sich nicht um größere Bäume gehandelt hat, sondern im ganzen um kleinere Sträuchlein, womit allerdings das Bild dieser *Walchia* erheblich von dem abweichen würde, was man sich bisher unter einem ‚Walchiabaum‘ vorgestellt hat.“

An Hand des in den speziellen Abschnitten beschriebenen Materials soll nun diese Frage — unter besonderer Berücksichtigung der vollständiger als andere Arten bekannten *Lebachia piniformis*, *L. hypnoides*, *Ernestiodendron filiciforme* und *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* — erörtert werden.

Wie auf Seite 37 ausgeführt wurde (vgl. Taf. IX/X, Abb. 14), ist im Thüringer Wald ein Stück von *Lebachia piniformis* gefunden worden, das den Gipfel einer Hauptachse (= Achse vorvorletzter Ordnung) mit fünfgliedrigem Quirl ausgewachsener, axillärer, lateraler Sproßsysteme unterhalb eines dicken, knospenähnlichen, terminalen Gebildes aufweist (Textabb. 1). Dieses schließt die von einfach gegabelten Laubblättern umhüllten und in ihrer ersten Entwicklung begriffenen lateralen Sproßsysteme des nächstjüngeren Quirls ein, welche ihrerseits die Terminalknospe selbst umgeben. Da die Laubblätter der Hauptachse spiralg gestellt sind, handelt es sich um Scheinquirle. Eine aus Sachsen stammende Sproßpartie derselben Art (S. 40; Taf. XIII/XIV, Abb. 5) trägt in Quirlen angeordnete Äste, die von knotenförmigen Verdickungen der Hauptachse ausgehen. In ganz derselben Weise verhält sich *Lebachia hypnoides*. Das in Abb. 21, Taf. XCV/XCVI (S. 169), dargestellte Exemplar weist nämlich einen Hauptachsengipfel mit einem apikalen Quirl von noch nicht entfaltenen lateralen Sproßsystemen auf, unterhalb welches Quirls ein völlig entfalteter, verzweigter Seitenast sich befindet, der zu dem nächstälteren, zum größten Teil aber nicht erhalten gebliebenen Astquirl gehört. Wahrscheinlich gehört ferner die in Abb. 7, Taf. CXXXIX/CXL (S. 228), photographierte Stammpartie zu *Lebachia*, obwohl dies wegen des schlechten Erhaltungszustandes des Materials nicht zu beweisen ist. Sie trägt einen Quirl von lateralen Sproßsystemen, aus dessen Mitte die Hauptachse hervortritt. Endlich ist sowohl *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* (S. 277; Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 19), das hölzerne walzenförmige Stämme mit mehrgliedrigen Scheinquirlen von Seitenästen umfaßt und mit Rücksicht auf die Art der Beblätterung wahrscheinlich mit *Lebachia* in Beziehung zu bringen ist; als auch die unter *Tylodendron* (e m e n d.) beschriebenen und zu oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen gehörenden, isolierten Achsenmarkkörper und -ausgüsse mit periodischen, den Abgangszonen der Astquirle entsprechenden Anschwellungen (S. 283) zu erwähnen (Textabb. 2).





Textabb. 1. Wiederherstellung eines Hauptachsengipfels von *Lebachia piniformis* (nach Taf. IX/X, Abb. 14). — 3/5.

R. Florin: Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms.



In den soeben angeführten Fällen zeigen die äußeren Gestaltungsverhältnisse und — soweit er erhalten ist — der anatomische Bau der Sprosse, daß wir es mit monopodial verzweigten, wohl durch monokormischen Wuchs gekennzeichneten Holzgewächsen zu tun haben. In der Anordnung der lateralen Sproßsysteme an der radiären, orthotropen Hauptachse herrscht eine auffallende Gesetzmäßigkeit, die allem Anschein nach auf akrotonie Förderung der Astbildung zurückzuführen ist (vgl. TROLL 1937). Die Astbildung an der Hauptachse ist in regelmäßigen Etagen erfolgt. In Analogie mit den Gestaltungsverhältnissen gewisser rezenter Araukarien dürfte der in Abb. 14, Taf. IX/X, und Textabb. 1 dargestellte Gipfel einer Hauptachse in der Weise zu deuten sein, daß außer der Terminalknospe gegen Ende der Triebperiode auch einige zu einem Scheinquirl angeordnete Achselknospen an ihrer Basis entstanden sind, die dann am Anfang der neuen Triebperiode zu beblätterten Seitenästen auswuchsen. Diese eilten dabei in auffallender Weise dem neuen Endtrieb voraus. Es ist anzunehmen, daß die Zahl der Äste eines jeden Quirls annähernd konstant war. Bei *Lebachia piniformis* (Taf. IX/X, Abb. 14) sind fünf und bei *Walchiopremnon (Lebachia?) valdajolense* (Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 19) sechs Seitenäste je Quirl festgestellt worden. Man vergleiche damit die von BURTT (1899, p. 57) angegebene entsprechende Zahl für die rezente *Araucaria excelsa* R. BR. (5—7). Die soeben genannte Abbildung von *Lebachia piniformis* veranschaulicht ferner, daß daneben, wenigstens bisweilen, sehr kurze Nebenzweige sich aus Blattachseln im apikalen Teil eines Achsenglieds entwickeln konnten, deren Auftreten davon zeugt, daß die Achselknospen zahlreicher waren als der Etagenwuchs an sich vermuten läßt. Wie im allgemeinen bei den Koniferen dürften jedoch die allermeisten rückwärtigen Blätter der Hauptachse frei von Achselknospen gewesen sein. Die betreffenden, außerhalb der Astetagen auftretenden Neben- oder Zwischenzweige waren offenbar nicht in Scheinquirlen angeordnet. Sie blieben unverzweigt und in ihrem Wachstum überhaupt stark gehemmt. Nach kurzer Zeit dürften sie abgestoßen worden sein. Von „Füllsprossen“, wie z. B. bei *Picea*, kann also in bezug auf *Lebachia piniformis* keine Rede sein. In der Tat habe ich derartige Nebenzweige nur an dem betreffenden Thüringer Exemplar gefunden. In den übrigen Fällen, wo Partien der Hauptachse von *Lebachia*-Arten (bzw. von vermutlich zu dieser Gattung gehörenden Sproßformen) erhalten geblieben sind, fehlen sie gänzlich.

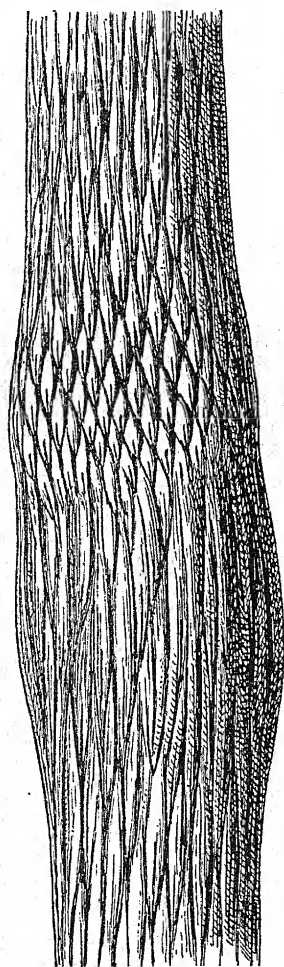
Wie bei den rezenten Araukarien (vgl. SCHULZE 1934, p. 43) stellte die Terminalknospe bei *Lebachia* keine ausgeprägt morphologische Einheit dar. Zonen mit Knospenschuppen oder Narben solcher sind in keinem Fall beobachtet worden. Die jüngsten Produkte des Hauptachsengipfels wurden hier, wie aus Abb. 14, Taf. IX/X, und Textabb. 1 zu ersehen ist, statt dessen durch dicht nebeneinanderstehende und einander übergreifende Laubblätter von einer für die Hauptachse normalen Größe und Gestalt eingehüllt und geschützt.

Die Lebachien ähnelten also gewissen heutigen Araukarien in der Verzweigung der Hauptachse. Bei diesen sowie wohl in der Regel auch bei den Lebachien entbehren die rückwärtigen Blätter des Achselproduktes, während solche z. B. bei *Picea* häufig schwächere langtriebartige Seitenäste und bei *Pinus* Kurztriebe ausbilden (vgl. RAUH 1939, p. 89).

Wir gehen nun zu *Ernestiodendron* und *Walchia (Ernestiodendron?) Arnhardtii* über. Ein von STERZEL (1918, p. 307; Taf. 13, Abb. 126) abgebildetes Exemplar aus Sachsen, das auch in der vorliegenden Arbeit (S. 189) beschrieben ist und zu *Ernestiodendron filiciforme* gehört (Textabb. 3), stellt eine Partie der Hauptachse mit einem Scheinquirl von Seitenästen dar. Auch andere, von demselben Autor nachgewiesene Sproßachsenpartien, die Quirle von gedrängt stehenden Astnarben besaßen, zeugen davon, daß die Hauptachse bei *Ernestiodendron* durch regelmäßigen Etagenwuchs gekennzeichnet war. In den Verzweigungsverhältnissen der Hauptachse stimmt diese Gattung demnach mit *Lebachia* überein; nur fehlen bei ihr, so weit bekannt, Nebenzweige.



Von *Walchia Arnhardtii* hat GOTHAN (1937, p. 511, Taf. 28, Abb. 3—4, Taf. 29, Abb. 1) ein aufschlußreiches Material beschrieben, das auf S. 234 schon besprochen worden ist. Daß Etagenwuchs auch bei dieser Konifere die Hauptachse ausgezeichnet hat, beweist eine große, im Thüringer Wald aufgefundene Platte. Diese zeigt sowohl fünf in einem Scheinquirl stehende und im ganzen noch erhaltene laterale Sproßsysteme, die einer

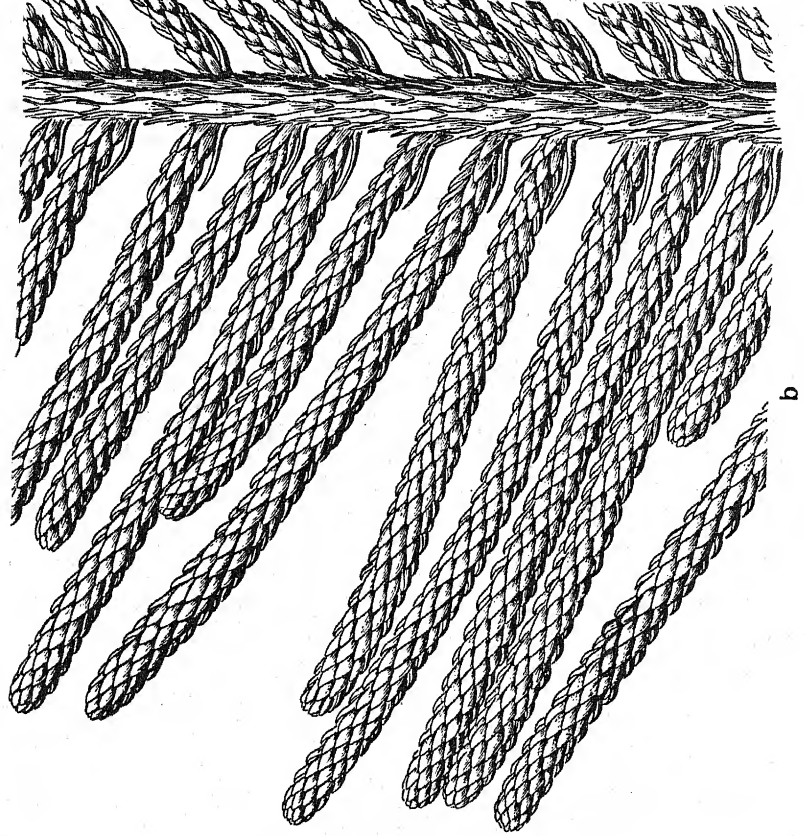


Textabb. 2. Partie eines Markausgusses von *Tylodendron speciosum* (nach C. E. WEISS 1869—1872, Taf. XIX/XX, Abb. 1). — 1/1.

Hauptachse entspringen, als auch daneben quirlig angeordnete Astnarben an dieser. Außerdem lag ein höchstwahrscheinlich hierhergehöriges Stammstück vor, das mit größeren, von Seitenästen hervorgerufenen und quirlig angeordneten Narben an knotenförmigen Verdickungen versehen war. Von Nebenzweigen ist auch an dem Material dieser Art keine Spur zu finden.

Was über gewisse *Lebachia*-Arten, *Ernestiodendron* und *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* bisher gesagt ist, läßt eine Beantwortung der Frage von ihrer Tracht zu. Nach TROLL (1937, p. 637) sind es die von der longitudinalen Symmetrie diktierten Formen der Verzweigung, welche den Unterschied von Baum und



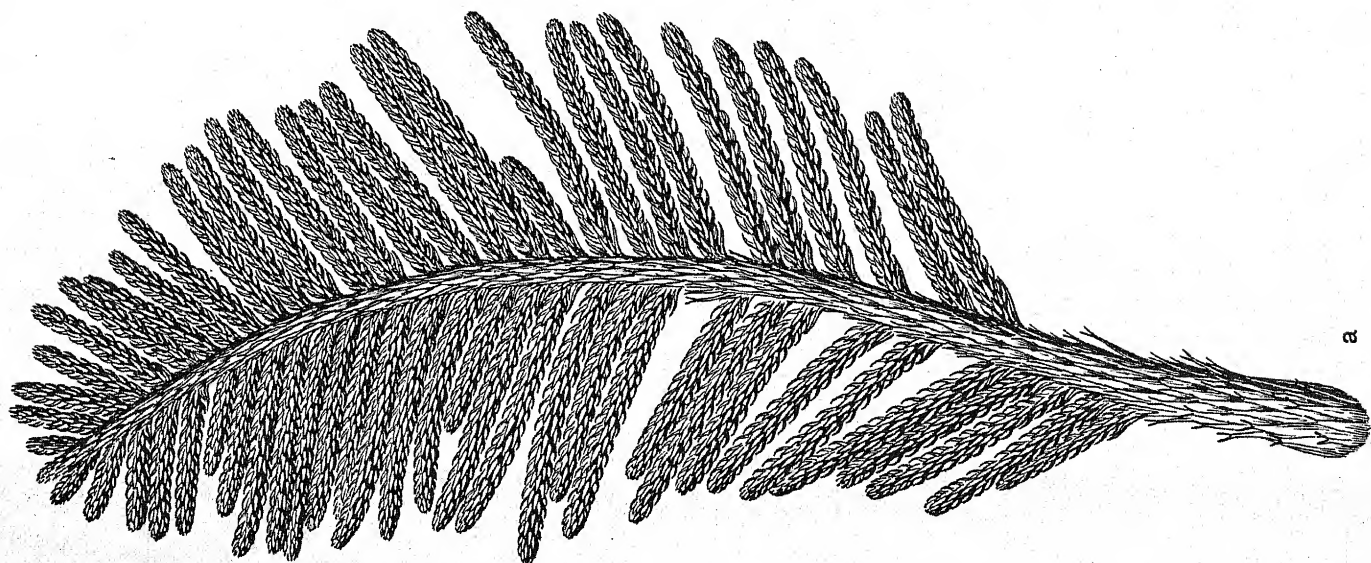


Textabb. 4.

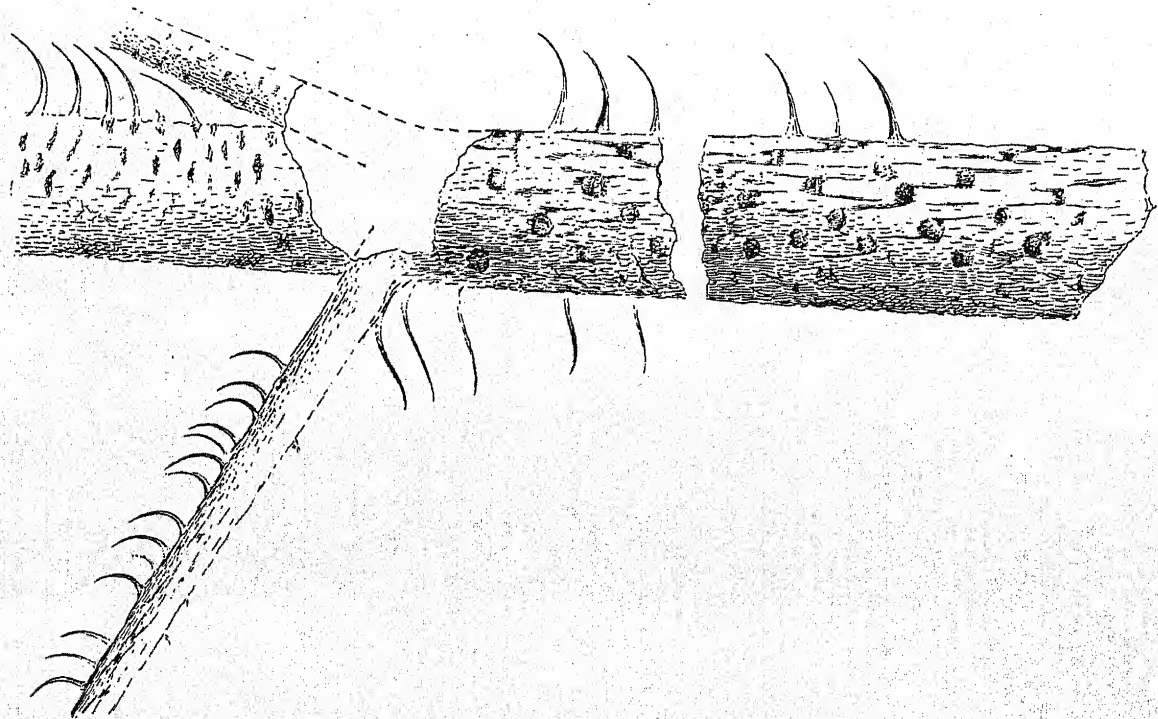
a. Laterales Sproßsystem von *Lebachia parvifolia* (vgl. Taf. XXXIX/XL, Abb. 4). — 1/1.

b. Partie eines lateralen Sproßsystems von *Lebachia Hirmeri* (vgl. Taf. XCI/XCII, Abb. 1). — 1/1.

A n m.: In diesen Fällen sind die Sproßsysteme im Vergleich mit den photographischen Abbildungen in umgekehrter Lage rekonstruiert, um die völlige Gleichartigkeit ihrer beiden Seiten zu betonen.



a



Textabb. 5. Teil einer Hauptachse von *Ernstiodendron filiciforme* mit Basalpartien zweier Scheinquirl angehörnder Seitenäste (nach Sterzel 1918, Taf. 13, Abb. 126). — 1/1.



Strauch hervorrufen. Bäume im eigentlichen Sinne sind, wie TROLL hervorhebt, durch den Besitz eines mehr oder weniger langen Stammes und einer aus dessen Verzweigung hervorgehenden Astkrone verschiedener Form ausgezeichnet, während der strauchartige Wuchs durch die mangelnde Gliederung des Vegetationskörpers in Stamm und Krone entsteht. Übergangsformen kommen vor; diese betreffen aber namentlich Bäume von sympodialelem Aufbau. Der monopodiale und wahrscheinlich monokormische, vor allem durch regelmäßig etagierte Beastung gekennzeichnete Aufbau der Hauptachse bei den „Walchien“ läßt sich nur mit der Annahme vereinbaren, daß diese fossilen Koniferen echte Bäume darstellten.

Wie hoch sie waren, wissen wir nicht. Man hat zwar angenommen, daß die großen, aus dem Rotliegenden der Gegend von Chemnitz in Sachsen stammenden Araukaritenstämme zu Walchien gehört haben (STERZEL 1918), aber der Zusammenhang ist nicht bewiesen (vgl. S. 283 in der vorliegenden Arbeit). Die einzigen, sicher hierhergehörigen Stammstücke — sie sind unter dem Namen *Walchiopremnon* von mir beschrieben — erreichen einen Durchmesser von nur etwa 10 cm. Die Markkörper von *Tylodendron* weisen entsprechende Dimensionen auf. Man kann daher bis auf weiteres vermuten, daß die genannten *Lebachia*-, *Ernestiodendron*- und *Walchia*-Arten im allgemeinen schlankstämmige und nicht sehr hohe Bäume gewesen sind. Daß aber Unterschiede in dieser Beziehung zwischen verschiedenen Arten vorhanden gewesen sind, geht aus der ungleich kräftigen Ausbildung der Seitenäste bei verschiedenen Arten hervor. Extreme Fälle sind einerseits *Lebachia piniformis*, *L. speciosa*, *L. Hirmeri*, *Walchia (Lebachia?) Schlotheimii*, W. (*Lebachia?*) *Bertrandii*, W. (*Lebachia?*) *Whitei* und W. (*Ernestiodendron?*) *germanica*, die mehr oder weniger kräftigen Wuchs zeigen, andererseits *Lebachia Goeppertiana*, *L. hypnoides*, *Walchia (Lebachia?) minuta*, W. (*Lebachia?*) *stricta*, W. (*Lebachia?*) *Carpentieri* und W. (*Lebachia?*) *Dawsoni* mit schwächeren Sproßsystemen. Eine Reihe von anderen Arten vermitteln zwischen diesen Extremen. Partien von Hauptachsen sind zwar bisher nur in wenigen Fällen nachgewiesen. Die Einheitlichkeit in der Art der Verzweigung, die die lateralen Sproßsysteme veranschaulichen, läßt aber vermuten, daß baumförmiger Wuchs innerhalb der genannten Koniferengattungen die Regel gewesen ist.

Was den Aufbau der Krone betrifft, so beruht er auf der Art der Verzweigung der Seitenäste und soll daher erst unten erörtert werden.

Aus diesen Ausführungen ergibt sich, daß die „Walchien“ in ihrer Wuchsform nicht unbeträchtlich von den paläozoischen Cordaiten abgewichen sind, da bei diesen die regelmäßige Verzweigung der Hauptachse durch in Scheinquirlen angeordnete, etwa gleichstarke Äste fehlte. Nach GRAND'EURY (1877, p. 263) war nämlich die Verzweigung der Cordaiten stets unregelmäßig. Die Seitenachsen erster Ordnung waren bei ihnen ungleich entwickelt und meist weit voneinander entfernt. Ferner richteten diese sich weit stärker auf als bei den betreffenden oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen. Als sie vereinzelt in Scheinquirlen auftraten, zeigten sie sich sehr ungleich stark ausgebildet. Da die Verzweigung der Hauptachse außerdem im unteren Teil der mehr oder weniger hohen Bäume weitgehend unterdrückt war, so ergab sich daraus eine ausgeprägte Kronenbildung.

Nach der Darstellung GRAND'EURY's würde ein weiterer Unterschied gegenüber den „Walchien“ darin liegen, daß bei den Cordaiten die Seitenknospen erst in einiger Entfernung oberhalb ihrer Tragblätter saßen, womit auch der Befund RENAULT's (1896 a, pp. 91, 98) an *Metacordaites Rigolloti* RENAULT in Einklang steht. GRAND'EURY hat diese Erscheinung sowohl im Text betont als auch durch zahlreiche Zeichnungen erläutert. Was die letzteren betrifft, so bekommt man häufig den Eindruck, als ob die Seitenachsen extraaxillär entstanden wären und den großen Laubblättern in ihrer Stellung entsprächen, was als eine primitive Verzweigungsart aufgefaßt werden müßte. Wie es sich wirklich damit verhält, ist aber nicht ganz klar. Nach MASLEN



(1911, p. 409) und SCOTT (1918, p. 442) war die Verzweigung bei den daraufhin untersuchten Arten der Gattung *Mesoxylon* SCOTT et MASLEN echt axillär, und dasselbe gilt für die Gattung *Poroxyton* RENAULT (vgl. SCOTT 1923, p. 244). Beide gehören den *Cordaitales* an. Außerdem ist anzuführen, daß bei den Cordaiten sowohl die weiblichen als auch die männlichen Blüten (Schuppenkomplexe) in der Achsel von Tragblättern gefunden worden sind. Ich neige deshalb der Ansicht zu, daß axilläre Verzweigung auch die *Cordaitales* durchweg gekennzeichnet hat.

Es wäre von Interesse, hier auch die oberpermischen Koniferengattungen *Walkomiella* FLORIN<sup>1)</sup>, *Ullmannia* GOEPPERT und *Pseudovoltzia* FLORIN sowie die triassischen Koniferengattungen *Voltzia* BRONGNIART und *Albertia* SCHIMPER zum Vergleich mit den „Walchien“ heranzuziehen, aber diese scheinen bisher mit Rücksicht auf die Verzweigung der Hauptachse gänzlich unbekannt zu sein.

Über die Wuchsform der sonstigen in Frage kommenden Koniferengattungen bzw. an Koniferen erinnernden Gattungen aus dem Oberkarbon und dem unteren Perm läßt sich wenig sagen, da Partien der Hauptachse der zu ihnen gehörenden Arten noch unbekannt sind. Während ich mit Rücksicht auf die Gestalt und Verzweigung ihrer lateralen Sproßsysteme vermute, daß *Carpentiera* und *Paleotaxites* gleichfalls durch baumförmigen Wuchs und etagierte Beastung einer monopodialen Hauptachse gekennzeichnet waren, deutet das Material von *Buriadia*, *Lecrosia* und *Paranocladus* vielleicht mehr abweichende und weniger spezialisierte Gestaltungs- und Verzweigungsverhältnisse an. Daß diese Gattungen Holzgewächse umfassen, ist zwar eindeutig. Wie die Art der Verzweigung derjenigen Mutterachsen gewesen ist, die ihre fossil erhaltenen lateralen Sproßsysteme getragen haben, muß aber in Ermangelung an geeignetem Material dahingestellt bleiben.

### Die lateralen Sproßsysteme.

Mit Rücksicht auf die Art der Verzweigung der lateralen Sproßsysteme können zwei Haupttypen unter den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen (bzw. den wahrscheinlich zu den Koniferen gehörenden paläozoischen Gymnospermen) unterschieden werden, die wir die *Walchia*- und *Buriadia*-Typen nennen wollen. Der *Walchia*-Typus ist für die Gattungen *Lebachia* (Textabb. 4 a), *Ernestiodendron* (Textabb. 5), *Walchia* (Textabb. 4 b und 6) und *Carpentiera* (Textabb. 7) charakteristisch, während der *Buriadia*-Typus die Gattungen *Buriadia* (Textabb. 11), *Paranocladus* (Textabb. 12) und *Lecrosia* kennzeichnet. *Paleotaxites* schließt sich am nächsten jener Gruppe an, soll aber aus gewissen Gründen für sich behandelt werden.

Der *Walchia*-Typus entspricht völlig dem von GOEBEL (1928, p. 6) charakterisierten „Araukaroid“, d. h. demjenigen sehr ausgeprägten Typ von lateralen Sproßsystemen, die unter den rezenten Pflanzen besonders von *Araucaria excelsa* bekannt ist, aber in modifizierter Form auch außerhalb der Koniferen in ganz anderen Abteilungen des Pflanzenreichs sich findet. Es handelt sich um Sprosse erster (vorletzter) Ordnung, die, obwohl mit allseitwendigen, also radiär verteilten, verhältnismäßig kleinen Blättern bekleidet, Seitenzweige nur streng zweizeilig in einer Ebene erzeugen. Diese wedelförmigen Sproßsysteme stellen ein häufig angeführtes Beispiel für stabile Induktion der Wuchsrichtung dar.

<sup>1)</sup> Professor Dr. L. EMBERGER in Montpellier hat mich kürzlich darauf aufmerksam gemacht, daß der von mir für die australische oberpermische Konifere „*Brachyphyllum*“ *australe* O. FEISTM. (FLORIN 1940 a) vorgeschlagene neue Gattungsname *Walkomia* schon von SCHUSTER (1931, p. 256) eingeführt worden ist, und zwar für eine vermutete fossile Cycadacee aus Tasmanien. Dies ist mir bisher entgangen, wie übrigens auch Dr. A. B. WALKOM (Sydney) selbst, mit dem ich wegen der Benennung der betreffenden Konifere korrespondiert habe. *Walkomia* FLORIN ist also nach den Nomenklaturregeln ungültig. Ich schlage deshalb den Gattungsnamen *Walkomiella* n. nom. vor. „*Walkomia*“ *australis* soll also *Walkomiella australis* (O. FEISTM.) n. comb. benannt werden.

Wie Abb. 14, Taf. IX/X, und Textabb. 1 zeigen, bildeten die Glieder eines Quirls von Seitensprossen bei *Lebachia* anfangs einen sehr spitzen Achsenwinkel und waren fast senkrecht nach oben gerichtet. Der Winkel vergrößerte sich aber sehr rasch. Die Achsen erster Ordnung wurden dabei abstehend bis gespreizt. Die Maximalgröße des Achsenwinkels dürfte sowohl bei *Lebachia* als auch bei *Ernestiodendron* 90° betragen haben. Die im Wachstum begriffenen Seitensprosse erster (vorletzter) Ordnung blieben anfänglich unverzweigt<sup>2)</sup>, worauf die Anlagen der Sprosse zweiter (letzter) Ordnung in den Achseln mehr oder weniger zahlreicher flankenständiger Blätter erschienen und alsbald zur Ausbildung gelangten. Wie bei *Araucaria* wuchsen sie mehr oder weniger in die Länge, blieben aber in der Regel unverzweigt. Die flachen, plagiotropen lateralen Sproßsysteme der „Walchien“ bestanden also normal aus je einem kräftigen Seitenast erster (vorletzter) Ordnung mit in zwei Reihen rechts und links angeordneten, meist alternierenden, seltener zu je zweien auf derselben Höhe auftretenden Seitensprossen zweiter (letzter) Ordnung: ein dorsiventraler Aufbau, den schon der jüngste ausgewachsene Astquirl der Hauptachse in Abb. 14, Taf. IX/X, und Textabb. 1 aufweist. Die beiden Flanken waren durchgehends gleichartig ausgebildet. In welchem Grade die Dorsiventralität der Achse erster Ordnung sich in der Massenverteilung ihrer Rücken- und Bauchseite ausgedrückt hat, ist dagegen noch unbekannt. Auf die Anordnung der Blätter ist kein derartiger Einfluß bemerkbar.

Was die gegenseitige Entfernung der Quirle von Seitenachsen erster Ordnung bei den „Walchien“ betrifft, so dürfte diese innerhalb gewisser Grenzen schwankend gewesen sein, und zwar nicht nur beim Vergleich der verschiedenen Gattungen, sondern auch schon bei den einzelnen Arten und Individuen. Ausgeprägtere Unterschiede in dieser Beziehung haben höchstens nur solche Arten gezeigt, deren Wuchs sehr verschieden kräftig war. Es sei in diesem Zusammenhang auf die ungleiche Gesamtlänge der Seitenäste bei verschiedenen Arten aufmerksam gemacht.

Die Lebachien, *Ernestiodendron*-Formen und Walchien im engeren Sinne weisen ziemlich große Übereinstimmung in bezug auf die Entfernung der Seitenzweige letzter Ordnung von der Basis ihrer Mutterachse auf, obwohl auch hier Unterschiede je nach der Stärke der Sprosse bei verschiedenen Arten vorhanden gewesen sein mögen. So dürfte der basale zweiglose Teil der lateralen Sproßsysteme bei *Lebachia piniformis* meist einige Zentimeter länger als bei *L. hypnoides* gewesen sein. Ausnahmsweise, wie bei dem in Abb. 1, Taf. VII/VIII, dargestellten Sproßsystem jener Konifere, trat ein Seitenzweig zweiter (letzter) Ordnung vereinzelt in der Nähe der Basis ihrer Mutterachse auf, blieb aber dann wahrscheinlich stets sehr kurz.

Ähnlich gleichmäßig erscheint bei den „Walchien“ (im weiteren Sinne) das Verhältnis der Dicke und Länge der Sprosse vorletzter und letzter Ordnung. Die durch die fossilen Reste veranschaulichte Sproßfolge ist durch einen bestimmten Grad der Abstufung und Dicke der Achsen, auch einschließlich der Beblätterung, charakterisiert, indem diejenigen letzter Ordnung durchschnittlich weit dünner als ihre Mutterachse sind. Am größten ist dieser Unterschied im basalen und mittleren Teil jedes lateralen Sproßsystems. Er gleicht sich erst weiter distalwärts einigermaßen aus.

Die Zahl der auf dem unverzweigten Basalstück der Achse erster (vorletzter) Ordnung folgenden Achsenglieder, oder mit anderen Worten, die Zahl der Seitenzweige letzter Ordnung je Sproßsystem ist meist groß, aber bei jeder Art innerhalb gewisser Grenzen veränderlich. Bei den Lebachien erreichte sie, soweit bekannt, an jeder Flanke etwa 20—60 und bei *Ernestiodendron* ca. 50. Die größte Anzahl ist bei *Lebachia hypnoides* gefunden (ca. 60). Für *Araucaria excelsa* gibt BURTT (1899, p. 57) die entsprechende Zahl auf 120 an. In der Regel ist jeder Seitenzweig weit länger als das entsprechende Glied seiner Mutterachse. Am ausgeprägtesten tritt dieses Verhältnis in den mittleren Regionen der Seitenäste hervor. Auf die basalen kürzeren

<sup>2)</sup> Ganz unverzweigte Sprosse erster Ordnung (Schlangensprosse), wie sie ausnahmsweise bei *Araucaria excelsa* vorkommen (CHALON 1912, p. 232), sind bei den paläozoischen Koniferen vom *Walchia*-Typ unbekannt.

Seitenzweige zweiter Ordnung folgen also meist weit längere, und erst weiter apikalwärts hört die Längenzunahme auf; die Länge der Seitenzweige nimmt dort wiederum, und zwar meist rasch, ab. Außerdem ist zu erwähnen, daß die maximale und durchschnittliche Länge und Dicke der Seitenzweige zweiter Ordnung bei verschiedenen Arten der genannten Gattungen je nach der Stärke der Sproßsysteme verschieden sind. Die Achsen- und Neigungswinkel dieser Seitenzweige schwanken innerhalb recht weiter Grenzen. In der mittleren Region eines lateralen Sproßsystems sind die Seitenzweige meist abstehend bis fast gespreizt. Distalwärts kann der Achsenwinkel etwa unverändert bleiben oder manchmal kleiner werden. Unverändert, oder fast so, ist sie meistens bei *Ernestiodendron* und den wahrscheinlich zu dieser Gattung gehörenden *Walchia*-Arten, aber auch im allgemeinen bei den Lebachien. Häufig erscheinen die Seitenzweige gerade; in anderen Fällen aber biegen sie sich in der Ebene ihrer Mutterachse entweder so, daß ihre Spitze stärker gegen die der Mutterachse gerichtet wird oder umgekehrt. Im letzteren Falle kann man öfter von schwach „hängenden“ Seitenzweigen sprechen. Solche fehlen jedoch stets der distalen Region der lateralen Sproßsysteme.

Hieraus geht hervor, daß man in bezug auf die lateralen Sproßsysteme der „Walchien“ (im weiteren Sinne) von einer mesotonen Förderung in der seitlichen Verzweigung sprechen kann, während die meisten rezenten Koniferen hier Akrotonie aufweisen sollen (TROLL 1937, pp. 606, 613).

Knospen, die, wenn im Leben verblieben, zu Seitenzweigen zweiter Ordnung ausgetrieben wären, sind in einigen Fällen gefunden worden:

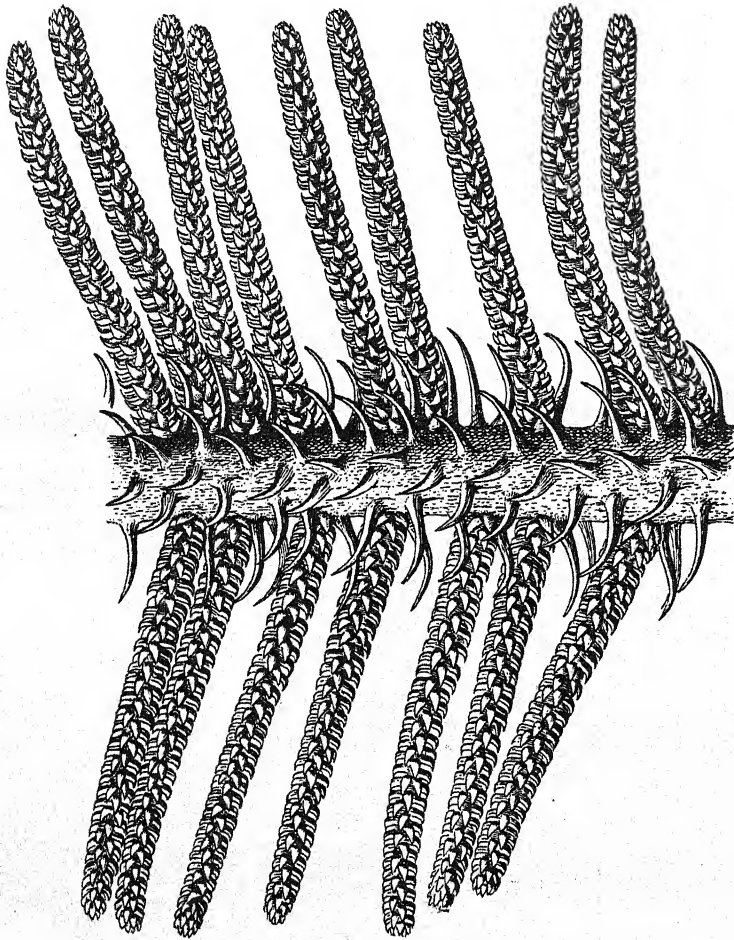
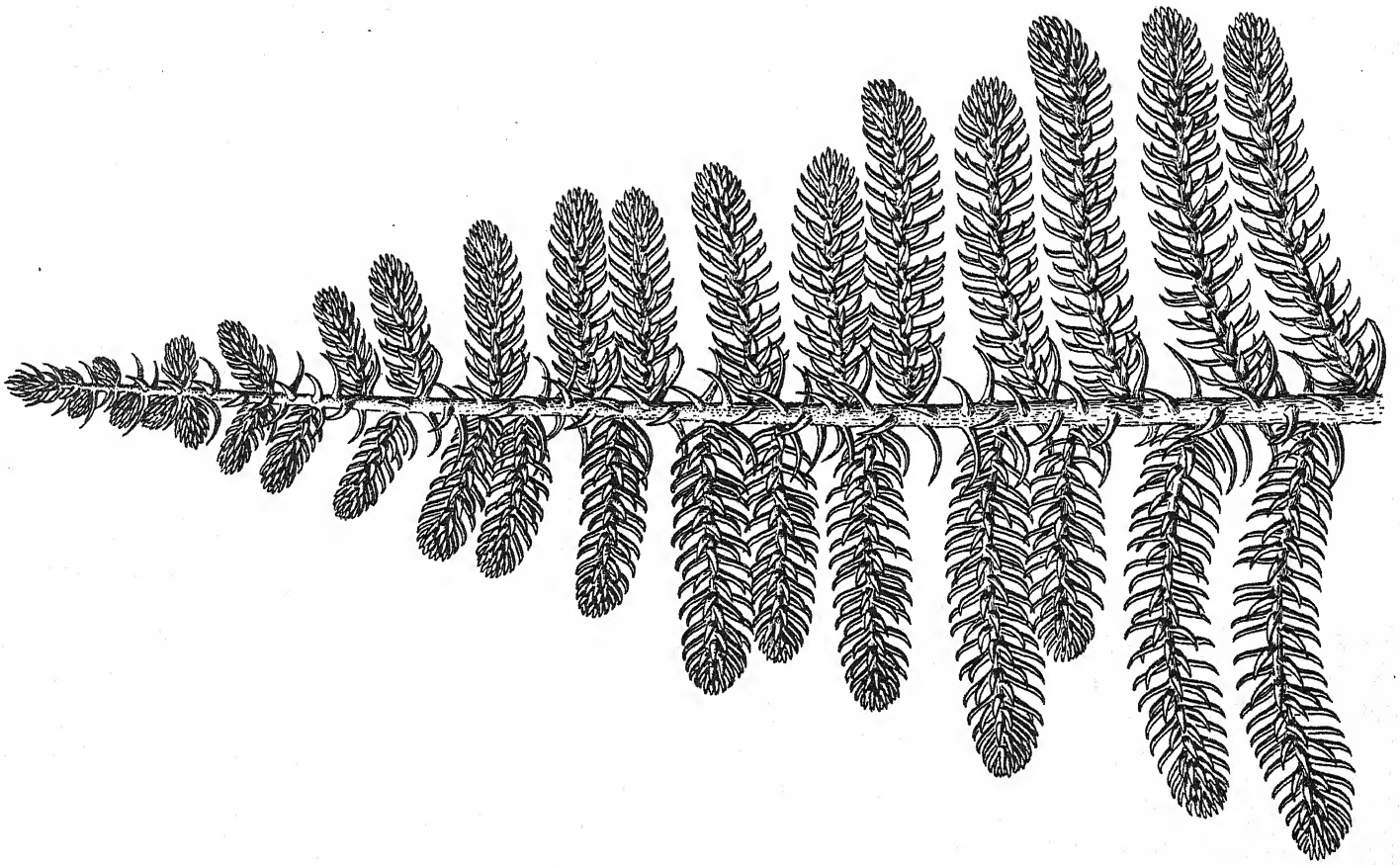
- Lebachia piniiformis* var. *magnifica* — Taf. XXIX/XXX, Abb. 5
- „ *laxifolia* — Taf. LXIII/LXIV, Abb. 12 und 14
- Ernestiodendron filiciforme* — Taf. CXVII/CXVIII, Abb. 23
- Walchia* (*Lebachia*?) *Schlotheimii* — Taf. CXXVII/CXXVIII, Abb. 17
- „ (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* — Taf. CXLIII/CXLIV, Abb. 11
- „ ( „ ?) *germanica* — Taf. CXLV/CXLVI, Abb. 14

Auch die seitlichen Knospen dieser fossilen Koniferen treten wie bei den heutigen Araukarien im allgemeinen nur undeutlich als Einheiten hervor, was mit der Beschaffenheit ihrer Deckelemente zusammenhängt (vgl. SCHULZE 1934, p. 39). Unter den abgebildeten Fällen sind die Knospen von *Lebachia laxifolia* mit ihrer schmal konischen Gestalt am ausgeprägtesten. Im Vergleich mit ihnen sind diejenigen von *L. piniiformis* var. *magnifica* weit größer und dicker, fast kugelig bis ellipsoidisch. Auf ihre Deckelemente werde ich bei Besprechung der Blattformen zurückkommen. Es sei bemerkt, daß Gestalt und Größe der Knospen bei verschiedenen Arten offenbar verschieden sind und daher für die Artunterscheidung in Betracht kommen könnten. Leider kennt man sie aber bisher nur bei wenigen Arten. Die „Walchien“ zeigen durchgehends dachige Knospenbildung, d. h. die Deckelemente greifen mit den Rändern übereinander und bedecken sich gegenseitig.

HOLTHUSEN (1940, p. 593) hat festgestellt, daß im allgemeinen bei den Koniferen (einschließlich der Araukarien) die makroskopisch leeren Blattachsen der Seitentriebe niemals embryonale Zellen bzw. ein Achselmeristem enthalten. Wahrscheinlich haben die „Walchien“ sich ebenso verhalten.

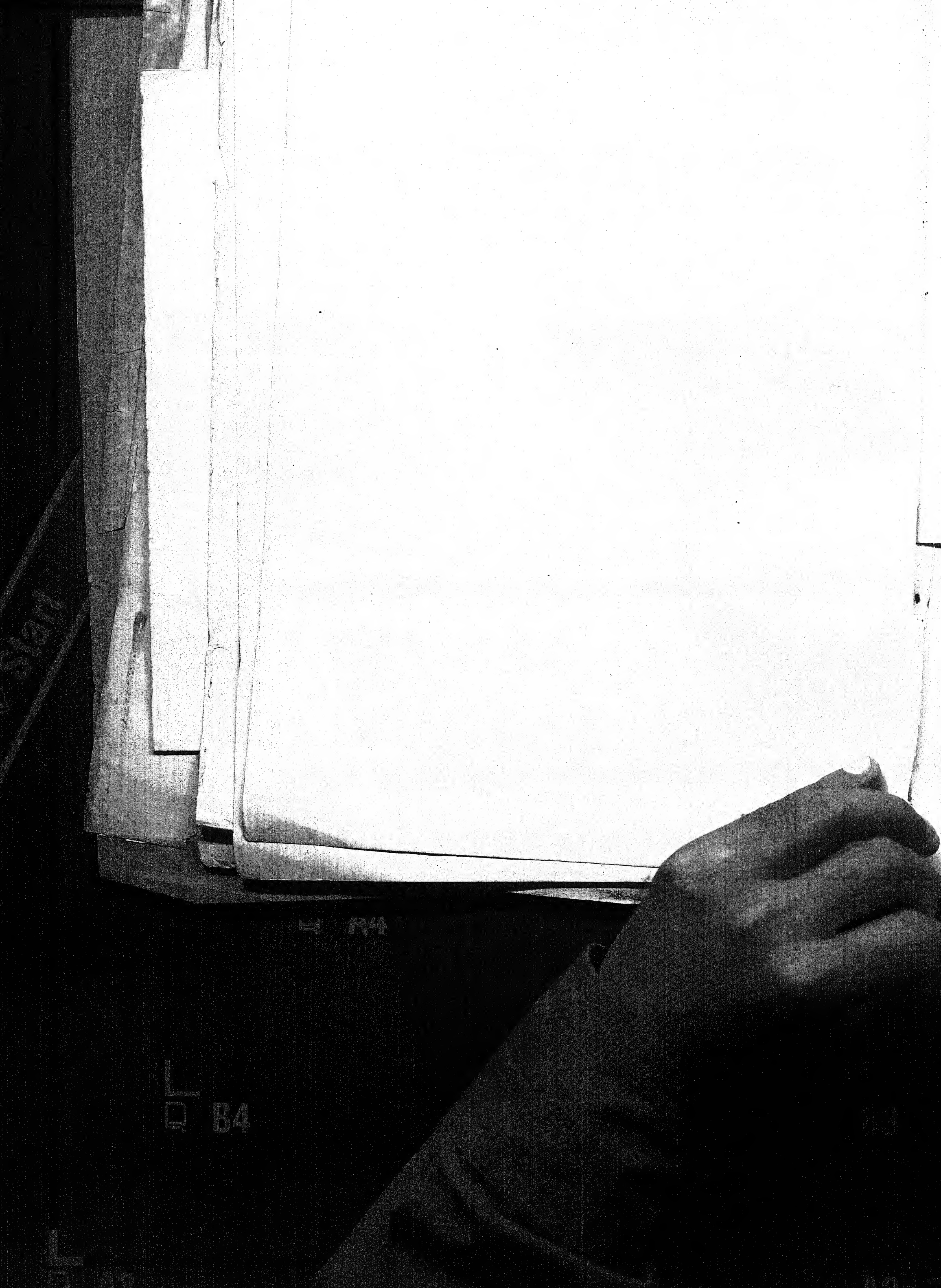
Wir haben oben die „normale“ Verzweigung der lateralen Sproßsysteme bei den „Walchien“ geschildert, die u. a. dadurch gekennzeichnet war, daß die axillären Seitensprosse zweiter Ordnung unverzweigt blieben. Bei einigen Arten, nämlich *Lebachia Goeppertiana* (Taf. XLV/XLVI, Abb. 1), *L. laxifolia* (Taf. LV/LVI, Abb. 5—6), *L. speciosa* (Taf. LXIX/LXX, Abb. 2), *L. hypnoides* (Taf. XCIX/C, Abb. 3 und 5, Textabb. 8 b) und *Ernestiodendron filiciforme* (Taf. CXVII/CXVIII, Abb. 1), verzweigen sich ausnahmsweise entweder einzelne oder fast alle Seitenachsen zweiter Ordnung eines lateralen Sproßsystems fiederartig, d. h. es werden axilläre, flankenständige Seitensprosse dritter Ordnung erzeugt, wodurch das Verzweigungssystem stark kompliziert wird. Bei dem in Abb. 3, Taf. XCIX/C (vgl. Schema in Textabb. 8 b), dargestellten lateralen Sproß-



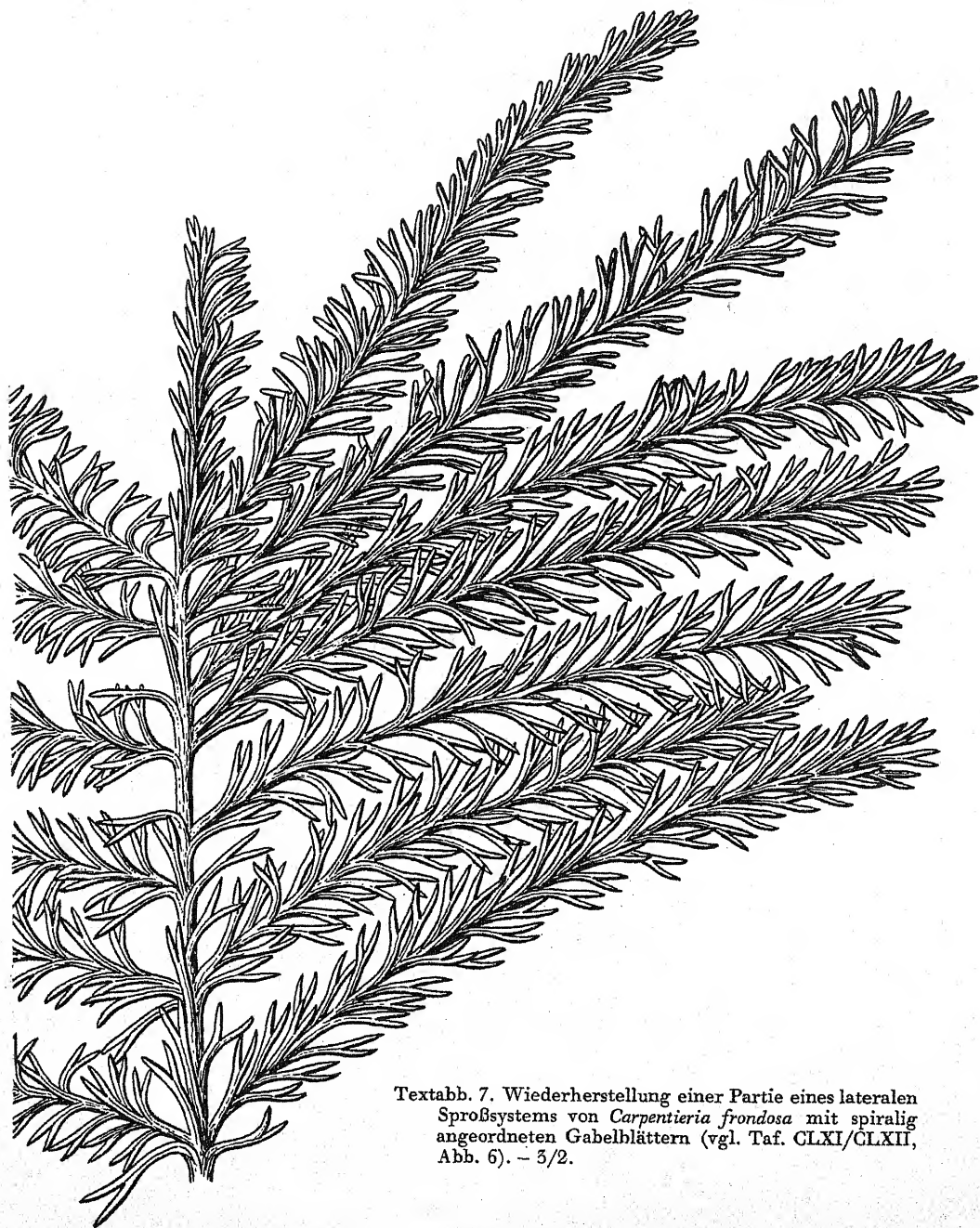


Textabb. 5. Wiederherstellung einer Partie eines kräftigen lateralen Sproßsystems von *Ernestiodendron filiciforme* (vgl. Taf. CXI/CXII, Abb. 10). - 1/1.

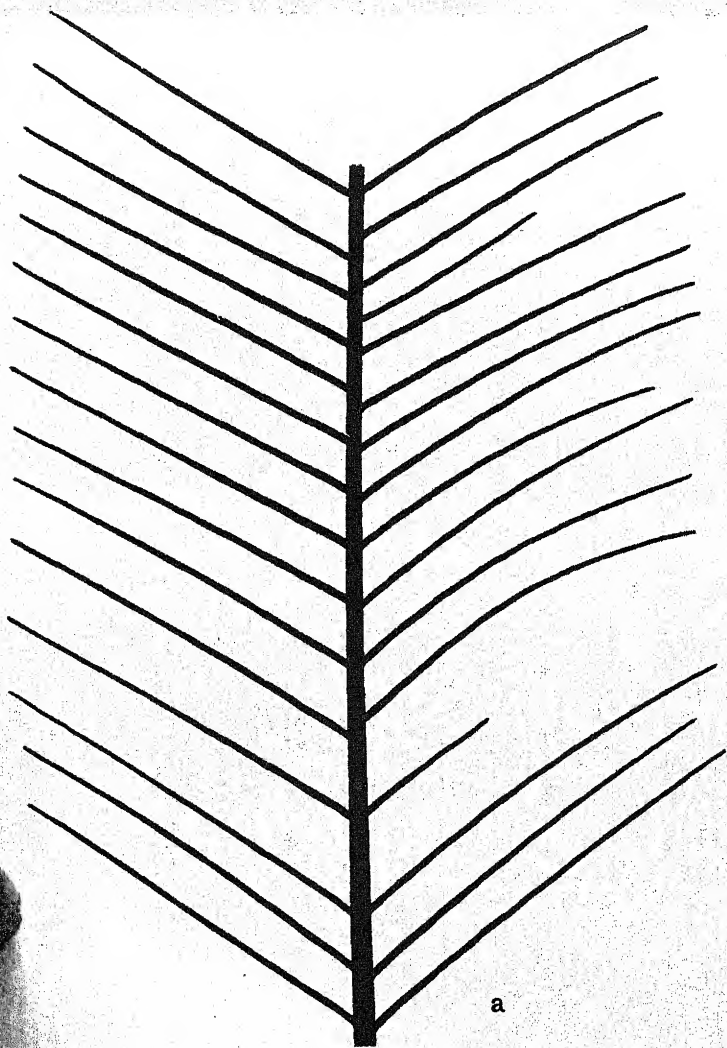
Textabb. 6. Wiederherstellung vom apikalen, im Wachstum begriffenen Teil eines lateralen Sproßsystems von *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *Arnhardtii* (vgl. Taf. CXLIII/CXLIV, Abb. 11). - 1/1.



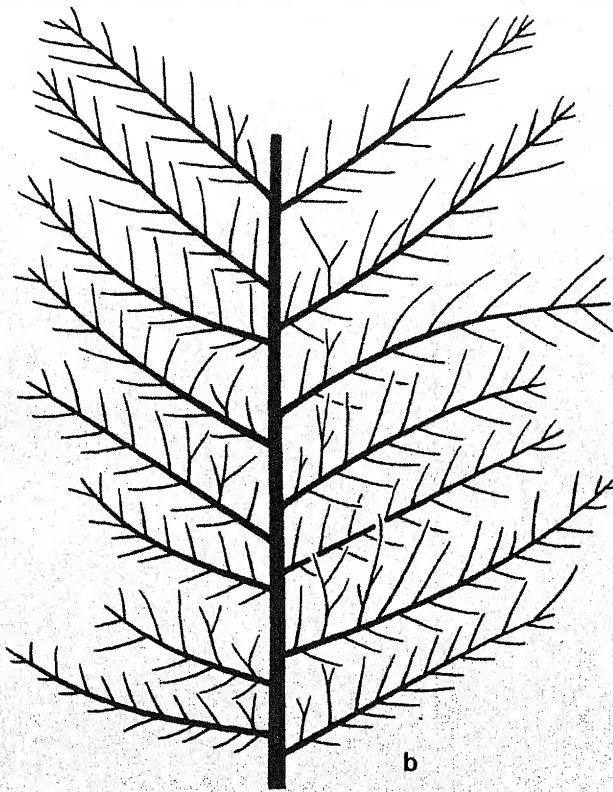




Textabb. 7. Wiederherstellung einer Partie eines lateralen Sproßsystems von *Carpentaria frondosa* mit spiralig angeordneten Gabelblättern (vgl. Taf. CLXI/CLXII, Abb. 6). — 3/2.



a



b

Textabb. 8.

- a. Schema der Verzweigung eines normalen, einfach „fiederartigen“ lateralen Sproßsystems von *Lebachia hypnoides* in seinem mittleren Teil (vgl. Taf. CIII/CIV, Abb. 14). — 1/4.  
b. Schema der Verzweigung eines doppelt (zum Teil sogar dreifach) „fiederartigen“ lateralen Sproßsystems von *Lebachia hypnoides* in seinem mittleren Teil (vgl. Taf. XCIX/C, Abb. 3). — 1/4.





system von *Lebachia hypnoides* finden sich sogar einzelne kurze Seitenachsen vierter Ordnung. Die Verzweigung ist hier in der basalen Region der Seitenachsen zweiter Ordnung am stärksten. Bemerkenswert ist, daß die verzweigten Seitenachsen dritter Ordnung ausschließlich auf der akroskopen Seite der Muttersprosse auftreten und daß ihre Verzweigung gabeligen Charakter vortäuscht. Diese Erscheinung erinnert äußerlich an die Verzweigungsverhältnisse gewisser Cupressaceen. Nach TROLL (1937, p. 613) verästeln sich aber die Seitensprosse dieser Koniferen vorzugsweise in der Mediane und zeigen Epitomie in der Verzweigung der Achsen vorletzter Ordnung. Bei *Lebachia hypnoides*, wo die Verzweigungsebene horizontal orientiert liegt, handelt es sich statt dessen um eine Förderung der akroskopen Flanke. Inwieweit derartige Sproßsysteme die Tendenz gezeigt haben, in einer ganz bestimmten Region des Baumes aufzutreten oder zu fehlen, läßt sich nicht sicher sagen (vgl. unten). Entweder traten die Seitensprosse dritter Ordnung nur am Ende ihrer Mutterachse auf (*Lebachia speciosa*, *Ernestiodendron filiciforme*), oder auch die Achsen zweiter Ordnung trugen ihrer ganzen Länge nach Seitensprosse (*Lebachia Goepfertiana*, *L. hypnoides*). Im Gegensatz zu den Seitenästen der betreffenden Sproßsysteme war das unverzweigte Basalstück der Achsen zweiter Ordnung im letzteren Falle sehr kurz und nicht länger als die darauffolgenden Glieder. In diesem Zusammenhang sei an einen Befund von GOEBEL (1908, p. 90) erinnert. Nach Entfernung des Vegetationspunktes an einem Seitensproß erster Ordnung von *Araucaria excelsa* bildete sich ein neuer Seitentrieb zweiter Ordnung zu einem wedelförmigen Sproßsystem aus und nahm also die Eigenschaften seines Muttersprosses an. Was die „Walchien“ betrifft, so ist es aber zweifelhaft, ob die doppelt-fiederartige Verzweigung in sämtlichen soeben genannten Fällen auf äußere Reize zurückgeführt werden können.

Während die soeben besprochene Erscheinung bei gewissen paläozoischen Koniferen wenigstens in dem Sinne als normal zu bezeichnen ist, daß die Verzweigung der Achsen zweiter Ordnung in ähnlicher Weise wie die ihrer Muttersprosse erfolgte, sind andererseits einige Fälle in dem erhaltenen Material beobachtet, wo anomale, durch irgend eine Art von Schädigung hervorgerufene Verzweigung von Seitensprossen stattgefunden hat. Bei dem in Abb. 2, Taf. VII/VIII, und Textabb. 9a dargestellten lateralen Sproßsystem von *Lebachia piniformis* war das Wachstum der Seitenachsen zweiter Ordnung in der etwa halbwegs nach der Spitze ihrer Mutterachse zu gelegenen Region ins Stocken geraten, und erst weiter distalwärts erreichten diese ihre normale Länge. Außerdem sind zwei Seitensprosse zweiter Ordnung geschädigt gewesen, wonach der eine durch seine scheinbare Dichotomie vier dicht aneinander gestellte Seitensprosse dritter Ordnung und der andere einen einzelnen Sproß erzeugte. Allem Anschein nach entwickelten sich diese anomalen Seitenzweige aus kleinen Knospen, die in Blattachsen nachträglich aufgetreten waren. Bei dem in Abb. 2, Taf. XI/XII, photographierten Sproßsystem wurde die Spitze der Achse erster Ordnung selbst geschädigt, worauf zwei benachbarte Sprosse zweiter Ordnung sich nach Art ihrer Mutterachse durch flankenständige Seitensprosse (dritter Ordnung) verzweigten. Ein etwa ähnlicher Fall liegt wahrscheinlich auch für *Lebachia laxifolia* vor (Taf. LXI/LXII, Abb. 1), obwohl nur ein einziger Seitensproß zweiter Ordnung sich verzweigt hat. In Textabb. 9b (vgl. Abb. 1, Taf. LXIII/LXIV) dagegen, die ein anderes laterales Sproßsystem der letztgenannten Art darstellt, war die distale Region der Seitenachse erster Ordnung plötzlich zur isotomen, flabellaten (vgl. TROLL 1934, p. 99) Dichotomie übergegangen. Später gabelten sich auch die resultierenden, gleich starken Gabelzweige je einmal isotom. Im Gegensatz zu den hier also durch Gabelung gebildeten Seitenzweigen zweiter Ordnung, die sonst völlig mit den zuvor an demselben Sproßsystem axillär entstandenen Zweigen der gleichen Ordnung übereinstimmten, blieben die durch die zweite Gabelung entstandenen sämtlich unverzweigt. Isotome flabellate Dichotomie scheint endlich auch die in Abb. 18, Taf. CXLI/CXLII, photographierte, anomal entwickelte Seitenachse erster Ordnung von *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *Arnhardtii* gekennzeichnet zu haben. Wenn ich hier von Dichotomie spreche, so beruht dies nur auf dem äußeren Eindruck, da die Entwicklungsgeschichte der Sproß-

spitze in fossilem Material nicht bekannt sein kann. Das Aussehen und das gegenüber dem der normalen Seitenzweige zweiter Ordnung abweichende Verhalten der vermuteten Gabelzweige machen es aber wahrscheinlich, daß das Wachstum im Sproßscheitel tatsächlich aufgehört und aus zwei neu entstandenen Scheitelpunkten in einer für die Pflanze atypischen Weise von neuem eingesetzt hat (vgl. TROLL 1937, p. 465).

Endlich sind gewisse bei *Lebachia piniformis* (Taf. IX/X, Abb. 3, Taf. XXIX/XXX, Abb. 8, Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 4) und *L. parvifolia* (Taf. XXXV/XXXVI, Abb. 12, und Textabb. 10) (vgl. Taf. CLI/CLII, Abb. 37—38) gefundene, wahrscheinlich als Gallensprosse (organoide Gallen) zu deutende Seitenzweige zweiter Ordnung zu erwähnen. Sie treten nur selten und vereinzelt unter normalen Seitenzweigen auf und sind vorzugsweise durch ihre von der normalen erheblich abweichende, an die der Hauptachse und der kräftigeren Seitenachsen erster Ordnung erinnernde Beblätterung gekennzeichnet. Bemerkenswert ist auch die bei ihnen eingetretene Symmetrieänderung, wodurch ihre Blätter häufig nach der gleichen Seite gerichtet sind. Nach GOEBEL (1928, p. 576) beruht die abweichende Gestaltung der Gallensprosse im allgemeinen auf einer durch äußeren Reiz verursachten Stoffanhäufung. Diese ruft Symmetrieveränderungen im Sproßscheitel hervor, die zu abweichenden Gestaltungsverhältnissen führen. Bei *Lebachia piniformis* wird noch eine andere Art von „Gallen“ angetroffen (Taf. XIII/XIV, Abb. 19 u. 21), die an sonst normalen Seitenzweigen zweiter Ordnung gesessen haben. Sie sind auf S. 41 beschrieben und bedürfen keiner weiteren Erörterung. Für die Deutung der betreffenden Gebilde als Gallen spricht der Umstand, daß die Koniferen auch jetzt noch eine auffallende Rolle als Gallenwirte spielen.

Wir knüpfen nunmehr an die Ausführungen über die Tracht oder Wuchsform der „Walchien“ an, für welche die Gestaltungs- und Verzweigungsverhältnisse der lateralen Sproßsysteme von größter Bedeutung sind. Bei der Durchsicht des gesamten Materials vom *Walchia*-Typ fällt die große Einförmigkeit ihrer Wuchsform auf, woraus hervorgeht, daß trotz ihres Artreichtums die Tracht der Walchienbäume verhältnismäßig starr und fixiert gewesen ist. Bemerkenswert ist vor allem die strenge Amphitonie der lateralen Verzweigungssysteme, von der auch nicht eine Ausnahme unter den Tausenden von Exemplaren nachgewiesen werden konnte. Unter gleichzeitiger Berücksichtigung der etagierten Bestattung der Hauptachse liegt es daher nahe zu vermuten, daß *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Walchia* und wohl auch *Carpentieria* durch eine Wuchsform charakterisiert gewesen sind, die sehr an die der rezenten *Araucaria excelsa* erinnert (vgl. WIELAND 1935, Taf. 32, Abb. 1—3). Wahrscheinlich hafteten die Seitenäste so lange dem schlanken Stamme an, daß eine derartig stark ausgeprägte Kronenbildung wie bei gewissen rezenten *Araucaria*-Arten der Sekt. *Colymbea* gefehlt hat.

In ihrer Tracht müssen die „Walchien“ von den Cordaiten stark verschieden gewesen sein. Zu dem, was über die Verzweigung der Hauptachse schon gesagt ist, ist hier auf die unregelmäßige und spärliche Verzweigung der Seitenachsen bei diesen aufmerksam zu machen.

Die lateralen Sproßsysteme bei den rezenten Araukarien der Sekt. *Eutacta* zeigen eine mit dem Alter der Pflanze allmählich einsetzende Komplikation der Verzweigung, indem auch die Seitensprosse zweiter Ordnung zweizeilig angeordnete Seitenzweige erzeugen. Die Funde von einzelnen solchen doppelt-fiederartig verzweigten Sproßsystemen im fossilen Material deuten darauf hin, daß die „Walchien“ eine ähnliche Sproßentwicklung durchgemacht haben. Wenn richtig, würde das bedeuten, daß vielleicht sogar die meisten der als Fossilien erhaltenen, einfach-fiederartig verzweigten Sproßsysteme nicht direkt an Hauptachsen, sondern an kräftigeren Seitenästen gesessen haben. Diese Annahme steht weder mit der aus dem Typus der Verzweigung hergeleiteten Vorstellung von den „Walchien“ als baumförmigen Koniferen noch auch mit den mäßigen Dimensionen der meisten vorliegenden lateralen Sproßsysteme im Widerspruch.



Wie CHURCH (1920, p. 5) hervorgehoben hat, ist die Wuchsform der rezenten Araukarien kaum an sich als primitiv, sondern eher als ein in seiner eigenen Richtung spezialisierter Typ unter den Koniferen zu betrachten, der, abgesehen von der Beblätterung, durch die Kombination von regelmäßigem Etagenaufbau mit amphiton verzweigten lateralen Sproßsystemen gekennzeichnet ist. Es ist von Interesse feststellen zu können, daß dieser Typ jedoch keineswegs modern ist, sondern schon unter den ältesten bekannten Koniferen stark vertreten war. Andererseits fehlte diesen überhaupt die ausgeprägte Differenzierung der seitlichen vegetativen Verzweigungssysteme in Lang- und Kurztriebe, die erst später in der Geschichte der Klasse in gewissen Verwandtschaftskreisen aufgetreten ist.

Wenn die große Ähnlichkeit in den Verzweigungsverhältnissen zwischen den paläozoischen „Walchien“ und gewissen rezenten Araukarien betont wird, so darf nicht vergessen werden, daß diese Ähnlichkeit nicht allein in dem etagenmäßigen Aufbau der Hauptachse ausgedrückt ist, sondern auch in der Kombination der für die orthotrope Hauptachse und die plagiotropen Seitenäste bekannt gemachten Verzweigungsverhältnisse. Die Tendenz, Scheinquirle von Seitenästen auszubilden, ist nämlich unter den rezenten Koniferen keineswegs auf die Araukarien beschränkt, sondern kommt mehr oder weniger ausgeprägt auch innerhalb anderer Familien vor. So gibt PILGER (1926, pp. 212—213) für die Podocarpaceen an, daß die mit allseitiger Beblätterung versehenen Arten häufig wirtelig gestellte Äste aufweisen. Was die Pinaceen betrifft, so wird gewöhnlich ein kräftiger Hauptstamm ausgebildet, der sich durch Etagen (Scheinquirle) verzweigt (PILGER loc. cit., p. 271). *Sciadopitys* zeigt in allen Teilen eine quirlige Verzweigung der Sprosse. Wenn aber die Verzweigungsverhältnisse in ihrer Gesamtheit in Betracht gezogen werden, so ist ohne weiteres klar, daß die „Walchien“ eine Sonderstellung einnehmen, die sie nur mit gewissen rezenten und wohl auch fossilen Araukarien teilen.

Offenbar herrschte eine bestimmte Rhythmik im Zuwachs und in der Verzweigung der Hauptachse bei den „Walchien“. Wie bei den heutigen Araukarien fehlte wohl auch nicht ganz die (individuelle) Knospenruhe, obwohl die Knospen undifferenziert waren und eben nur die eine Schuppenhülle entbehrenden Anlagen der neuen Sprosse darstellten. Zwar sollen nach GOTHAN (1924, p. 47) Ruheknospen bei den Bäumen des Karbons und des Rotliegenden generell gefehlt haben, eine Annahme, die ihn zu dem Schluß leitete, daß diese Gewächse gar keine Ruheperiode im Wachstum gekannt hätten. Er denkt aber dabei nur an die ausgeprägte Winterruhe, die für rezente Holzgewächse in der nördlich extratropischen Zone bezeichnend ist und den „Walchien“ wohl gefehlt hat. Die Wachstumsperiodizität der „Walchien“ braucht aber keiner Klimarhythmik entsprochen zu haben.

Da die „Walchien“ in den geologischen Schichten fast ausschließlich durch isolierte beblätterte Sprosse und Sproßsysteme vertreten sind, ist die Annahme berechtigt, daß deren Abwurf ein für sie charakteristisches Merkmal gewesen ist. Dies steht mit der Auffassung BARNARDS (1926, p. 115) in gutem Einklang, nach der „the habit of shedding the foliar branch was a very ancient one in the Conifers“ (vgl. THOMSON 1913, p. 6). Mit Ausnahme der kurzen, unverzweigten Neben- oder Zwischenzweige an der Hauptachse von *Lebachia pini-formis* dürften bei *Lebachia*, *Ernestiodendron* und *Walchia* die Sprosse letzter Ordnung in der Regel nicht isoliert, sondern im Zusammenhang mit ihrer Mutterachse beim Absterben abgeworfen worden sein. Die Trennungsstelle lag wohl stets an der Basis des Sprosses vorletzter (bzw. vorvorletzter) Ordnung.

Im Zusammenhang mit seiner Erörterung über das Araukaroid hebt GOEBEL (1928, p. 6) hervor, daß schon die allseitige Anordnung der Blätter bei den Araukarien auf ursprünglich radiäre Verzweigung hinweist. Bei *Araucaria Cunninghamii* SWEET ist im Gegensatz zu *A. excelsa* nach ihm die Amphitonie der Seitenäste anfangs nicht vorhanden, sondern kommt aus allseitiger Verzweigung durch die Unterdrückung der nicht

flankenständigen Sprosse zustande<sup>3)</sup>). GOEBEL betrachtet es als mindestens wahrscheinlich, daß derselbe Vorgang, nur nicht ontogenetisch, sondern phylogenetisch bei Formen wie *A. excelsa* stattgefunden hat.

Mit Rücksicht auf diese Auffassung GOEBEL's ist es von besonderem Interesse, daß die ausgeprägt amphotonen Verzweungsverhältnisse der Seitensprosse, die die Gattungen *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Walchia* und *Carpentieria* charakterisierten, nicht allein herrschend unter den ältesten bekannten Koniferen bzw. koniferenähnlichen Gymnospermen des Paläozoikums gewesen sind. Im Gegensatz zum *Walchia*-Typ weist der *Buriadia*-Typ in diesem Sinne weniger spezialisierte Verzweungsverhältnisse auf, so daß die Seitenzweige letzter Ordnung nicht streng zweizeilig und weit lockerer und unregelmäßiger angeordnet sind. Nebenbei sei erwähnt, daß die Beblätterung auch hier allseitig ist.

In der Gattung *Buriadia* selbst haben wir kräftige Seitenäste, die spärlich und unregelmäßig (also nicht fiederartig) verzweigt sind (Textabb. 11). Sie tragen wenige, zerstreut stehende, bis 11 cm lange, nicht-parallele, aber mehr oder weniger in einer Ebene ausgebreitete Seitenzweige zweiter Ordnung, die abstehend bis gespreizt (30—90°) und meist abwechselnd sind. Es ist wahrscheinlich, daß die flache Ausbreitung der Sproßsysteme hier zum Teil durch ein Überbiegen der nicht streng zweizeilig inserierten Seitenzweige stattfand. Die Gattung ist aber nur unvollständig bekannt, und man weiß daher nicht, ob Seitenzweige ausnahmsweise sogar median auf der Ober- oder Unterseite ihrer Mutterachse erzeugt wurden. Außerdem fällt bei dieser Gattung die wechselnde Biegung der Seitenzweige und die relativ große Entfernung der Blattspreiten voneinander, besonders an den Seitenästen erster Ordnung auf.

In der Art der Verzweigung der lateralen Sproßsysteme schließt sich *Lecrosia*, soweit bekannt, der Gattung *Buriadia* nahe an. Die abstehenden (25—60°) und bis über 10 cm langen Seitensprosse zweiter Ordnung geben aber auch ihrerseits manchmal Seitenzweige ab, die jenen Sprossen in Stellung und Aussehen sehr ähnlich sind, aber noch dünnere Achsen besitzen.

Was endlich *Paranocladus* betrifft, so sind die lateralen Sproßsysteme von *P. ? fallax* gleichfalls unregelmäßig, also nicht fiederartig verzweigt (Textabb. 12). Die Seitenäste sind deutlich radiär gebaut und die aufrecht-abstehenden Seitensprosse zweiter Ordnung erst durch Überbiegen annähernd in einer Ebene ausgebreitet (Taf. CLXV/CLXVI, Abb. 1 und 5). *Paranocladus* erinnert in dieser Hinsicht sehr an die oberpermische Konifere *Walkomiella australis* (O. FEISTM.) FLORIN (FLORIN 1940 a, p. 10)<sup>4)</sup>. Für beide gilt in bezug auf die lateralen vegetativen Sproßsysteme, daß sie, sowohl was Verzweigung als auch Beblätterung betrifft, unter den rezenten Koniferen ihr nächstes Analogon in der adulten Form von *Araucaria Cunninghamii* finden (vgl. FLORIN 1931, Taf. 3, Abb. 3).

In meiner Arbeit über *Walkomiella* (FLORIN 1940 a, p. 18)<sup>4)</sup> habe ich die Verschiedenheit in der Verzweigung der Seitenachsen vorletzter Ordnung zwischen den „Walchien“ einerseits und den Gattungen *Ullmannia*, *Pseudovoltzia* und *Voltzia* andererseits hervorgehoben. Obwohl die Seitenzweige letzter Ordnung auch bei diesen Koniferen in etwa einer Ebene ausgebreitet sind, scheinen sie nicht ganz so streng zweizeilig wie bei den „Walchien“ angeordnet zu sein<sup>5)</sup>. Vor allem sind die Zweiglein aber im allgemeinen lockerer und

<sup>3)</sup> Tatsächlich kehrt die radiäre Verzweigung der Seitensprosse bei dieser Art in der Baumkrone wieder.

<sup>4)</sup> Vgl. Note auf S. 370 in der vorliegenden Abhandlung.

<sup>5)</sup> Eine Ausnahme bildet scheinbar „*Voltzia walchiaeformis*“ FLICHE (FLICHE u. ZEILLER 1910, p. 198, Taf. XXI), die angeblich aus dem Buntsandstein der Vogesen stammt. Das abgebildete Material ist steril und besteht aus einem Abdruck eines fiederartig verzweigten, lateralen Sproßsystems, das habituell mit denen der Lebachien übereinstimmt. Ob dieser Rest wirklich zu *Voltzia* gehört hat, war von vornherein zweifelhaft. FLICHE selbst scheint darüber unsicher gewesen zu sein. Man fragt sich, ob hier nicht statt dessen eine unterpermische Konifere vorliegt, da auch solche aus den Vogesen bekannt sind (*Walchiopremnon* [*Lebachia*?] *valdajolense*). Für diese Möglichkeit spricht zunächst, daß sowohl die Fundortsangabe als auch die



Textabb. 12. Eine auf Grund der Abb. 1 und 5, Taf. CLXV/CLXVI, ausgeführte Wiederherstellung eines lateralen Sproßsystems von *Paranocladus? fallax*. — 0,9/1.

Textabb. 11. Partien von lateralen Sproßsystemen von *Buriadia heterophylla* (nach Feistmantel 1881, Taf. XXII, Abb. 5 [a], Taf. XXIII, Abb. 2 [b]), Taf. XXV, Abb. 1 [c] und 3 [d]; Blätter ungenau gezeichnet). — 1/2.





unregelmäßiger gestellt. Der mit dem „Araukaroid“ GOEBEL's übereinstimmende, sehr ausgeprägte *Walchia*-Typ in der Verzweigung der lateralen Sproßsysteme wurde bei den oberpermischen und untertriassischen Koniferengattungen nicht erreicht.

Indem ich mich der entsprechenden Auffassung GOEBEL's anschließe, betrachte ich den in oberkarbonisch-unterpermischer Zeit durch die Gattungen *Paranocladus*, *Lecrosia* und *Buriadia* vertretenen Typus der Verzweigung der lateralen Sproßsysteme als relativ primitiv und den *Walchia*-Typ folglich als abgeleitet. Sehr bemerkenswert ist die überaus reiche Entwicklung, die die durch den letztgenannten Verzweigungstyp charakterisierte paläozoische Koniferengruppe um die Wende des Karbons und des Perms auf der nördlichen Hemisphäre erfahren hat. Auf der südlichen Hemisphäre dagegen dürfte sie damals gefehlt haben. Soweit aus der lückenhaften Überlieferung späterer Koniferenfloren geschlossen werden darf, trat der Verzweigungstyp der „Walchien“ (im weiteren Sinne) schon im oberen Perm mit einem Male stark zurück, blieb aber hauptsächlich unter den mesozoischen und känozoischen Araucariaceen erhalten.

Zum Schluß seien einige Worte über die Gattung *Paleotaxites* hinzugefügt. Wie aus der speziellen Darstellung hervorgeht, soll diese durch reichlich verzweigte laterale Sproßsysteme gekennzeichnet sein, die nach allen Richtungen hin ausstrahlende, abstehende bis gespreizte und dicht gestellte Seitenzweige zweiter (letzter) Ordnung aufweisen. Wie schon auf S. 306 bemerkt wurde, ist der Erhaltungszustand des betreffenden Materials nicht hinreichend gut, um jeden Zweifel über die Richtigkeit dieser Deutung der Verzweigungsverhältnisse der Seitensprosse zu beseitigen. Würde es sich herausstellen, daß die Verzweigung, statt radiär, tatsächlich zweizeilig wäre, so hätten wir in *Paleotaxites praecursor* keinen Vertreter einer besonderen Gattung, sondern eine der *Lebachia* ähnliche *Walchia*-Art vor uns. Die von D. WHITE gegebene Deutung der Morphologie der lateralen Sproßsysteme von *Paleotaxites* ist nämlich, wie schon hervorgehoben, um so bemerkenswerter, als nicht nur die Seitenzweige letzter Ordnung in ihrer Beblätterung, sondern auch die *Gomphostrobus*-Blätter an der Achse vorletzter Ordnung stark an die entsprechenden Merkmale der Sproßsysteme mehrerer „Walchien“ erinnern. Die Frage kann jedenfalls erst nach Auffinden besser erhaltenen Materials sicher entschieden werden.

### Die Laubblätter.

Von den nicht erhaltenen Kotyledonen und Jugendblättern abgesehen, sind bei den Arten der Gattungen *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Walchia*, *Paleotaxites* und *Lecrosia* (*L. Gouldii*) ihrem Auftreten nach folgende mehr oder weniger spezialisierte Laubblattkategorien zu unterscheiden, nämlich

Altersbestimmung des Materials offenbar unsicher ist (vgl. FLICHE u. ZEILLER loc. cit., p. 200, Note). Der Sammler hatte „Fontenoy-le-Vieux“ als Fundort angegeben; FLICHE nahm aber an, daß Fontenoy-le-Chateau bei Epinal gemeint wäre, und hat danach das Alter als Buntsandstein bestimmt! (Wo Fontenoy-le-Vieux gelegen ist, habe ich leider nicht feststellen können.) Die von FLICHE angegebenen Unterschiede zwischen seiner „Art“ und den unterpermischen Walchien vom *Lebachia*-Typ sind außerdem nicht zutreffend. Wenn die von FLICHE veröffentlichte photographische Abbildung unter geeigneter schwacher Vergrößerung gemustert wird, so kann man hier und da sogar feststellen, daß die Laubblätter der Achse vorletzter Ordnung an der Spitze gegabelt sind (*Gomphostrobus*). Derartige Blätter sind den Voltzien aus dem Buntsandstein ganz fremd. Dieser Befund entscheidet die Frage von der systematischen Stellung von „*Voltzia walchiaeformis*“. Es handelt sich demnach um eine unterpermische Konifere vom *Lebachia*-Typ, und zwar wahrscheinlich um *Lebachia intermedia*, die zuvor aus dem Rotliegenden von Braunau (Sudetengau) im Deutschen Reich und von Lodève (Dép. Hérault) in Frankreich nachgewiesen ist (vgl. S. 128 in der vorliegenden Arbeit).



- a) die Laubblätter (einschließlich der Trag- oder Stützblätter) an der Hauptachse und den Seitenachsen erster (vorletzter bzw. vorvorletzter) Ordnung, und
- b) die Laubblätter an den Seitenzweigen letzter (und bei entsprechend stärkerer Verzweigung auch vorletzter) Ordnung.

Außerdem sollen kurz besprochen werden

- c) die anomalen Blätter der bei zwei *Lebachia*-Arten nachgewiesenen Gallensprosse und
- d) die Laubblätter an weibliche Zapfen tragenden Seitenachsen zweiter Ordnung bei gewissen Arten.

Der Kürze halber bezeichne ich unten als Gruppe A *Lebachia*, die zu *Lebachia* wahrscheinlich gehörenden *Walchia*-Arten, *Paleotaxites* und *Lecrosia*, und als Gruppe B *Ernestiodendron* nebst den zu dieser Gattung wahrscheinlich gehörenden *Walchia*-Arten.

Die Laubblätter der Hauptachse und der Seitenachsen erster Ordnung bei den betreffenden Koniferen sind durchschnittlich länger, breiter und flacher als diejenigen ihrer Seitenzweige letzter Ordnung. Sie lassen sich folgendermaßen charakterisieren:

Blätter derb, bifazial, spiralig gestellt, allseitswendig, adaxial fast gerade bis schwach oder auch stärker konkav gekrümmt, entweder an der Achse breit (Gruppe A) oder nicht (Gruppe B) herablaufend, entweder einander übergreifend oder nichtübergreifend, in der Fazialansicht dreieckig bis fast linealisch, an der Spitze entweder ungeteilt und spitz oder auch je einmal mehr oder weniger tief gegabelt, höchstwahrscheinlich einderig (bei den Gabelblättern im basalen und mittleren Teil), mit Ausnahme der Trag- oder Stützblätter der Seitensprosse — die stets abstehend bis gespreizt sind — entweder angedrückt bis aufrecht-abstehend (ausnahmsweise abstehend bis gespreizt) (Gruppe A) oder auch durchgehend gespreizt bis sogar mehr oder weniger hängend (Gruppe B), und mit meist nicht oder nur schwach (ausnahmsweise stärker) einwärts gekrümmter Spitze versehen.

Was Gruppe A betrifft, so lassen die Blätter dieser Kategorie im ausgewachsenen Zustande nur undeutlich eine Gliederung in Blattgrund und Blattspreite (Unterblatt und Oberblatt) erkennen, da jede Art von Einschnürung fehlt und der Übergang sich also allmählich vollzieht. Die basale Verbreiterung des Blattes ist zum größten Teil als Blattpolster ausgebildet und dort mit der Sproßoberfläche vereinigt. Häufig sind diese Blattpolster mehr oder weniger stark gestreckt sowie oben und unten zugespitzt. Bei *Lecrosia Gouldii* (Taf. CLXIII/CLXIV, Abb. 20) aber sind sie etwa ebenso breit wie hoch und haben rhombische Form. Die Blattpolster erzeugen in diesem Falle eine besonders charakteristische Felderung der Achsenoberfläche.

Der Blattgrund folgte wie im allgemeinen bei den Koniferen während längerer Zeit sowohl der Längenzunahme als auch dem sekundären Dickenwachstum der Achse, so daß deren gesamte Oberfläche von den Blattbasen „berindet“ wurde und keine Ausbildung von ausgeprägten Internodien, d. h. nackten Achsenpartien zwischen den Blattinsertionen stattgefunden hat. Auch das Auseinanderrücken der Blätter an den Seitenästen gewisser *Lebachien* wurde von einer entsprechenden Längenausdehnung der Blattpolster begleitet (vgl. z. B. *Lebachia laxifolia*, *L. mucronata* u. a.). In der Persistenz der Blätter und insbesondere der Blattbasen ähneln die *Lebachien* den heutigen Araukarien. Nach den bei *Walchiopremnon* (vgl. S. 278) gemachten Befunden zu urteilen, sind die Blattpolster der betreffenden fossilen Koniferen jedoch weniger stark als bei diesen durch Dilatation tangential gestreckt, obwohl sie die Oberfläche eines etwa 10 cm dicken Stammes noch völlig bedeckten. Wie schon bemerkt, muß man daher annehmen, daß bei ihnen die primären Durchmesser des Stammes und der Seitenachsen verschiedener Verzweigungsgrade von Anfang an ungleich groß waren. Bei den rezenten Koniferen kommt es bekanntlich vielfach vor, daß die Hauptachse zahlreichere Blattreihen trägt als ihre Seitensprosse, was mit der Stärke des Vegetationspunktes zusammenhängt.

Die Blätter der Gruppe A sind in den Diagnosen als „herablaufend“ bezeichnet, womit das Fehlen einer scharf abgesetzten Spreite ausgedrückt wurde. Anders verhalten sich die „nichtherablaufenden“ Blätter an Hauptachse und Seitenästen von *Ernestiodendron filiciforme* nebst den zu dieser Gattung wahrscheinlich gehörenden *Walchia*-Arten (Gruppe B). Es ist nicht leicht, in jedem Falle festzustellen, daß auch hier die Achse bedeckende Blattpartien tatsächlich vorhanden gewesen sind und daß ihr folglich auch ausgeprägte Internodienausbildung mit nackten Achsenpartien zwischen den Blatininsertionen gefehlt hat. Obwohl die Achsen im allgemeinen in der Weise erhalten sind, daß die Beschaffenheit ihrer Oberfläche nicht deutlich hervortritt, bin ich mit Rücksicht auf die von STERZEL (1918, Taf. 13, Abb. 126) veröffentlichte Photographie (vgl. Textabb. 3 in der vorliegenden Arbeit) und auf Grund anderer von mir selbst untersuchten Exemplare zu der Auffassung gekommen, daß wir es auch hier tatsächlich mit einer Art von die Achse völlig bedeckenden, obwohl dünnen und schwach entwickelten Blattpolstern zu tun haben, von denen die Blattspreite sich leichter ablöste als bei *Lebachia*. Die Blätter haben nämlich ziemlich scharf umrissene Narben an der Achse hinterlassen, wie sie den Lebachien ganz fremd sind.

Da die Spreite der betreffenden Blätter nicht nur innerhalb der Gruppe B sondern auch innerhalb der Gruppe A weit stärker als das Blattpolster ausgebildet wurde und gegenüber ihm den Hauptanteil der Assimilation besorgte, so handelt es sich in beiden Fällen um Nadelblätter (die sich jedoch bisweilen an der Spitze verzweigten; vgl. unten).

Es soll ferner hervorgehoben werden, daß die hier besprochenen Laubblätter der Gruppe B sich von den entsprechenden Blättern der Gruppe A darin unterscheiden, daß sie an der der Achse aufsitzenden Basis der Spreite stärker gekielt sind, und zwar fast ebenso stark auf der Oberseite als auf der Unterseite. In jener Gruppe erscheinen also die beiden Spreitenflächen kurz auf- bzw. absteigend und die Ränder gar nicht oder sehr kurz herablaufend, während im entgegengesetzten Falle beide Blattseiten absteigen, die Blattunterseite dabei besonders stark in die Länge gezogen ist und die Blattränder stets mehr oder weniger weit an der Achsenoberfläche herablaufen.

Die Abgliederung der Spreitenbasis vom Blattpolster innerhalb der Gruppe B, die der Gruppe A fehlt, spiegelt sich in der Erhaltungsweise der Sprosse wieder. Während die Laubblätter bei zu Gruppe A gehörenden Sproßabdrücken nicht nur in Marginal- sondern manchmal auch in Fazialansicht erhalten sind, trifft dies in Bezug auf Gruppe B nur ausnahmsweise unter besonderen Einbettungsverhältnissen zu, indem die dem Beobachter zugewendeten Blätter unter Hinterlassen entsprechender Narben fast stets abgelöst worden sind.

Die dreieckige bis fast linealische Spreite der Laubblätter an Hauptachsen und Seitenästen hat sich an der Spitze nicht selten einmal isotom gegabelt (*Gomphostrobus*), was offenbar in der Weise geschehen ist, daß ihre Spitze nach einer gewissen Zeit das Wachstum eingestellt hat und somit zwei Segmente akrogener Herkunft entstanden sind. Bemerkenswert ist, daß die Spreite dieser Blätter an der Gabelstelle verhältnismäßig dick gewesen ist und daß die Gabelzipfel allem Anschein nach je eine abgeflachte Innenseite einander zugewendet und gerundete oder gekielte Außenseiten besessen haben (vgl. z. B. Abb. 41, Taf. CLI/CLII). Demnach dürfte hier nicht flabellate Dichotomie — wie ausnahmsweise bei den Seitenzweigen —, sondern cruciate Gabelung vorliegen, die auf eine ursprünglich radiäre Ausbildung der *Gomphostrobus*-Blätter hindeutet (TROLL 1934, p. 99, 1937, p. 474). Solche Gabelblätter kommen bei Arten der Gruppe A ziemlich häufig vor, was aus der auf Seite 248 gegebenen Liste ersichtlich ist. Sie fehlen aber auch nicht ganz innerhalb der Gruppe B. Es ist nicht leicht, sich eine genaue Vorstellung über ihre Verteilung und Frequenz bei den einzelnen Arten zu machen, da der Erhaltungszustand nicht selten dafür ungünstig ist und die *Gomphostrobus*-Blätter außerdem in Marginalansicht mit den einspitzigen Blättern nahe übereinstimmen. Da die seitlich stehenden Blätter beim Aufspalten des Gesteins leichter und häufiger erhalten bleiben als die auf der



Ober- bzw. Unterseite der Sproßachse befindlichen, so darf wohl angenommen werden, daß die Gabelblätter tatsächlich zahlreicher gewesen sind als sich durch direkte Beobachtung feststellen läßt. Andererseits zeugen die bisher gemachten Befunde dafür, daß verschiedene Arten sich in dieser Beziehung verschieden verhalten haben. Einige zeigen häufig Gabelblätter auch an den Seitenästen, während andere dort lauter einspitzige Laubblätter besitzen. Es ist auch möglich, daß bei gewissen Arten die basale Region des einzelnen Baumes durch den Besitz von Gabelblättern an den Seitenästen von dessen Wipfelregion abwich und daß also ein allmählicher Übergang von *Gomphostrobus*-Beblätterung zur Beblätterung der Seitenäste durch einfachspitzige Blätter stattgefunden hat. Eine gewissermaßen analoge Erscheinung ist von der rezenten *Araucaria excelsa* bekannt (GOEBEL 1932, p. 1546). Bei ihr sind an kräftigen Trieben mehraderige Laubblätter (Gabeladerung) vorhanden, bei schwächeren dagegen häufig nur einaderige. Interessant ist, daß breitere und mit einer größeren Anzahl von Leitbündeln versehene Blätter auch in der Nähe der weiblichen Zapfen sich vorfinden, ein Verhältnis, das an das Wiederauftreten von Gabelblättern in der entsprechenden Region an sonst mit einfachspitzigen Laubblättern bekleideten Seitenzweigen zweiter Ordnung von *Lebachia piniformis* erinnert (vgl. S. 44 und unten). Es soll in diesem Zusammenhang auch auf die ontogenetische Blattfolge gewisser *Abies*-Arten aufmerksam gemacht werden, die mit gekerbten Jugendblättern beginnt und mit einspitzigen Folgeblättern endigt (vgl. TAUBERT 1926). Ein und derselbe Sproß kann sogar beide Typen aufweisen, wobei die gekerbten Nadeln als Anfangsblätter und die nicht-gekerbten als Endblätter auftreten.

Da ein für das Studium der Blattaderung und der Blattspuren<sup>6)</sup> geeignetes Material fehlt, ist weder Gruppe A noch Gruppe B in dieser Beziehung bisher hinreichend bekannt. Aus den Oberflächenbildern bin ich aber in bezug auf beide Gruppen zu der Auffassung gekommen, daß sowohl die gegabelten als auch die einfachspitzigen Laubblätter der Hauptachsen und Seitenäste im basalen und mittleren Teil einaderig gewesen sind und daß die Blattspuren also unifaszikulär waren. Bei den Gabelblättern hat sich diese Ader dann je einmal dichotom, und zwar isotom geteilt und einen Zweig an jeden Zipfel der Blattspreite abgegeben. Besonders bei den zu Gruppe A gehörenden Koniferen haben — nach der Art der Anheftung der Blätter zu urteilen — die Blattspuren wahrscheinlich einen sehr schrägen Verlauf durch die Sproßrinde gezeigt.

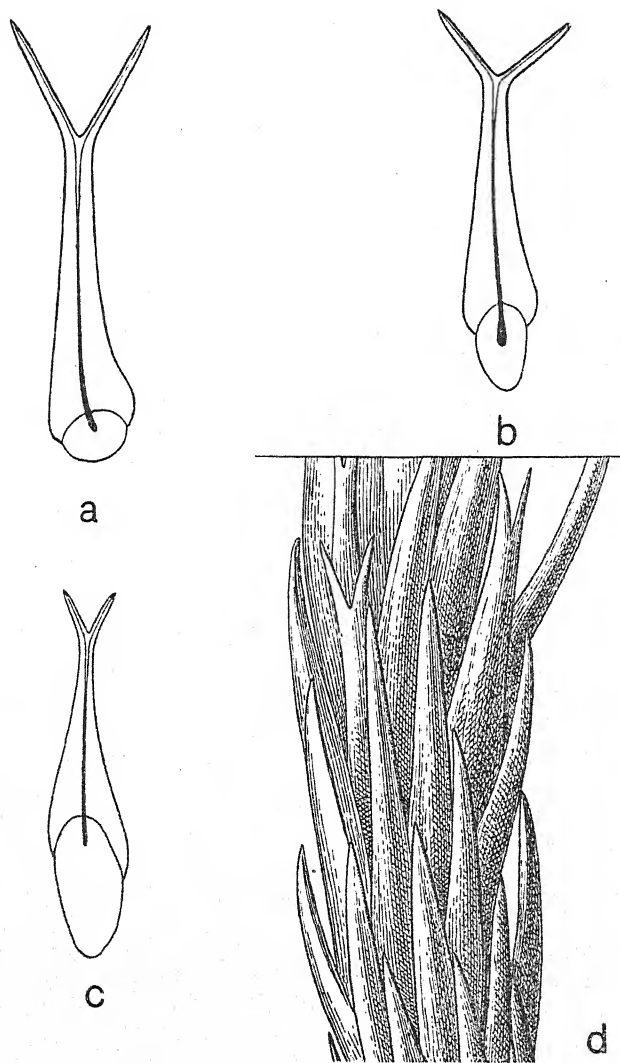
Bei den Laubblättern vom *Gomphostrobus*-Typ haben wir also eine bei sämtlichen rezenten Koniferen fehlende, isotom gabelige Verzweigung der Blattspreite in Verbindung mit isotom gabeliger Aderung. Ein- oder zweimal isotom gegabelte, ungestielte Blattspreiten mit einfacher Blattspur trifft man bei gewissen fossilen Ginkgophyten (*Arctobaiera* und *Sphenobaiera*; vgl. FLORIN 1936 a, I, pp. 124, 150; FLORIN 1940 b, p. 150; TROLL 1938—1939, p. 1493). Diese sind aber im Gegensatz zu den besprochenen Koniferen durch wiederholt isotome Gabelung der in der Blattbasis austretenden Ader gekennzeichnet.

Nach der hier vertretenen Auffassung dürften die „Walchien“ sich in der Verzweigung der Blattspuren und der Blattadern von gewissen heutigen Araukarien, denen sie habituell sehr ähnelten, scharf unterscheiden haben. Bei diesen (THOMSON 1913, p. 15; TROLL 1938—1939, p. 1066; ELLIOTT 1937, p. 120) ist die Blattspur zwar bei dem Austritt aus der Stele auch einsträngig, gabelt sich aber dann wiederholt in der Sproßrinde, so daß drei oder mehr Stränge entstehen. Ausnahmsweise — bei schwächeren Blättern der Seitensprosse höherer Ordnung von *Araucaria excelsa* — hören zwar die seitlichen von diesen schon in der Rinde auf und nur die mediane dringt in das Blatt ein, aber meist treten alle in der Rinde entstandenen Gabelzweige in die Blattspreite aus. Andererseits bleiben diese Adern bei *Araucaria* in der ganzrandigen Spreite unverzweigt,

<sup>6)</sup> Als „Blattspuren“ verstehe ich mit BARTHELMESS (1935, p. 248) zusammenfassend „alle jene Bündel, die als direkte gleichförmige Fortsetzung der aus den Blättern in den Sproß eintretenden Leitbündel im Stelenzylinder verlaufen“.

während die einzige in das Blatt vom *Gomphostrobos*-Typ austretende Ader sich distalwärts einmal gegabelt hat.

So weit sich aus dem Bau des Stammes von *Walchiopremnon* beurteilen läßt, unterscheiden die „Walchien“ sich außerdem durch die Nicht-Persistenz der Blattspuren von den heutigen Araukarien. Nach MARK-



Textabb. 13. *a—b*. Isolierte Laubblätter vom Typus des *Gomphostrobos bifidus* (vgl. Taf. CLI/CLII, Abb. 19 bzw. Abb. 3). — 1,5/1.

*c*. Gegabeltes Laubblatt an einer Sproßachse vorletzter Ordnung von *Lebachia laxifolia* (vgl. Taf. LV/LVI, Abb. 16). — 5,3/1.

*d*. Partie aus der sterilen Region dicht unterhalb eines weiblichen Zapfens von *Lebachia piniiformis*, der terminal an einer lateralen Sproßachse zweiter Ordnung steht. Die an sterilen Sprossen normal einspitzigen Blätter gehen in solche vom *Gomphostrobos*-Typ über. (Vgl. Taf. XIX/XX, Abb. 2.) — 6/1.



FELDT (1885, p. 87; vgl. TISON 1904, p. 79, und ELLIOTT 1937, p. 123) tritt im letzteren Falle selbst an älteren Stämmen, bei denen die Blätter schon längst abgefallen sind, immer noch der untere Teil des Blattspurstranges in das Holz ein, was damit zusammenhängt, daß das Kambium hier nicht seine Tätigkeit eingestellt, sondern fortdauernd Tracheiden entwickelt hat. THISELTON-DYER (1901, p. 423) fand, daß die Blattspuren von *Araucaria* bis zur Oberfläche des Holzzylinders von einem wenigstens 60 Jahresringe enthaltenden Stamm noch sichtbar waren, obgleich jede Spur der Blätter von seiner Oberfläche verschwunden war. Bei *Walchiopremnon* können dagegen — ebenso wie bei der Mehrheit der heutigen Koniferen — keine persistierenden Blattspuren an Tangentialschnitten durch das Stammholz beobachtet werden.

Bekanntlich besitzen zahlreiche rezente Koniferen von den Laubblättern deutlich verschiedene Niederblätter, die als Knospenschuppen die jungen Blattanlagen in der Knospe schützen. Es gibt aber Ausnahmefälle, in denen am Ende der Triebe keine derartigen Knospenschuppen, sondern nur in der Entwicklung mehr oder weniger gehemmte Laubblätter (vgl. GOEBEL 1932, p. 1551) entstehen. Beispiele für das letztgenannte Verhalten finden wir unter den Araukarien, aber auch in anderen Koniferenfamilien, die in dieser Beziehung sich keineswegs alle einheitlich verhalten. Die „Walchien“ (im weiteren Sinne) haben der Knospenschuppen ganz und gar entbehrt. Als Deckelemente der Knospen dienten normale oder nur wenig gehemmte Laubblätter. In mehreren Fällen sind diese sicher vom *Gomphostrobus*-Typ gewesen, so bei der Hauptachse von *Lebachia piniformis* (Taf. IX/X, Abb. 14; vgl. Textabb. 1), wo am Ende der Triebperiode die Streckung der Sproßachse aufhörte und ihre Berindung durch absteigende Blattpolster gleichzeitig zurücktrat. Ein derartig periodisches Auftreten von gehemmten Laubblattpolstern und gestauchtem, eine gedrängtere Stellung der Blätter bewirkendem Streckungswachstum der Achse läßt sich besonders deutlich an den Markausgüssen von *Tylodendron speciosum* (Textabb. 2) wahrnehmen. Jede solche Zone befindet sich dicht oberhalb der benachbarten Etage von Seitenästen, die dem nächstunteren Achsenglied gehört, aber gleichzeitig mit der Terminalknospe entwickelt wurde. Die Deckelemente dieser Terminalknospe waren sowohl mit Rücksicht auf die Größe als auch wahrscheinlich auf den inneren Bau nur schwach gehemmt. Irgendwelche Unterschiede in der Gestalt sind nicht gefunden. Bei *Tylodendron saxonicum* dagegen sind die Laubblätter längs der Hauptachse gleichmäßig ausgebildet. Ob bei irgendeiner Art die Seitenachsen erster Ordnung an ihrer Basis deutlich gehemmte Laubblätter als Deckelemente der entsprechenden Achselknospen getragen haben, läßt sich kaum feststellen. Bei *Lebachia parvifolia* (Taf. XXXIX/XL, Abb. 4, vgl. Textabb. 4 a) scheinen die Anfangsblätter der Seitenäste (= die Deckelemente der Knospe) sich nur darin von den auf ihnen folgenden Mittelblättern unterscheiden zu haben, daß bei ihnen fast gar keine Abspreizbewegung vom Sproß stattgefunden hat. Dagegen kann auf Grund des vorhandenen, sehr umfassenden Materials behauptet werden, daß diese Seitenäste sowohl als auch die Seitenzweige letzter (zweiter) Ordnung oberhalb ihrer Basis — von anomalen Fällen (Taf. VII/VIII, Abb. 2; Taf. LXIX/LXX, Abb. 7) abgesehen — stets durch gleichmäßige Beblätterung, d. h. eine erst nach der Sproßspitze zu eintretende, ganz allmähliche Abnahme der Länge und Breite der Blätter gekennzeichnet waren. Das Fehlen jeder Tendenz einer Periodizität in der Blattentwicklung an den lateralen Sproßsystemen dürfte damit zusammenhängen, daß das Sproßsystem zu seiner völligen Entfaltung nur eine einzige Triebperiode brauchte. Wie aus Textabb. 2 zu ersehen ist, gab es keine scharfe Grenze zwischen den ehemaligen Deckelementen der Terminalknospe und den aus ihr hervorgegangenen Laubblättern. Die „Walchien“ (im weiteren Sinne) waren offenbar durchgehends durch akrovergente Knospenstellung der Blätter ausgezeichnet.

Sowohl was Gruppe A als auch Gruppe B betrifft, sind die Laubblätter der Hauptachse und der Seitenäste stets allseitswendig, spiralig (zerstreut) und mehr oder weniger dicht gedrängt übereinandergestellt. Zu einer näheren Untersuchung der Blattstellungsverhältnisse der Achsen verschiedener Ordnung ist das Mate-

rial nicht geeignet. Es läßt sich weder eine Tendenz zur Scheitelung der Blätter an den plagiotropen Seitenästen noch auch eine Größendifferenz zwischen dorsalen und ventralen Blättern wahrnehmen.

Im allgemeinen sind die Laubblätter an der Hauptachse und den Seitenästen innerhalb der Gruppe A dauernd mehr oder weniger stark aufgerichtet. Ihre in der Knospe bereits eingenommene Richtung hat sich also während der Entfaltung wenig geändert. In mehreren Fällen dürfte hauptsächlich nur die Blattspitze eine kleine Entfaltungsbewegung durchgemacht haben, da sie im ausgewachsenen Zustande des Blattes meist nicht oder nur schwach einwärts gekrümmt ist. Ausnahmen bilden die abstehenden bis gespreizten Laubblätter der Seitenäste von *Lebachia speciosa*, *L. frondosa* u. a. und die meist gespreizten Tragblätter der Seitenzweige bei sämtlichen Arten. Diese Fälle leiten zu dem Verhältnis innerhalb Gruppe B über, bei der die Laubblätter der Hauptachse und an den Seitenästen durchweg gespreizt und manchmal sogar mehr oder weniger hängend sind. Auch im Grad der Krümmung der Spreite, die durch das stärkere Wachstum der Blattunterseite bewirkt wird, weichen gewisse Arten der Gruppe A (z. B. *Lebachia frondosa*) von den übrigen ab. Es ist demnach klar, daß die Blätter in verschiedenen Fällen eine recht verschiedene Lage im Verhältnis zum einfallenden Licht eingenommen haben müssen, was sich u. a. in der Verteilung der Spaltöffnungen auf Unter- und Oberseite widerspiegelt. Bei *Lebachia piniformis*, *L. laxifolia* und *L. frondosa*, wo die Blätter der Seitenäste in bezug auf die Epidermisstruktur untersucht werden konnten, reichen die oberseitigen Spaltöffnungsstreifen von der Basis bis in die Spitze der Spreite hinein, während die unterseitigen Gruppen oder Streifen von Spaltöffnungen auf die basale Region des Blattes beschränkt sind. Andererseits dürften die entsprechenden Blätter der als Gruppe B zusammengefaßten Arten durch eine weit gleichmäßigere Verteilung der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite gekennzeichnet gewesen sein. Diese Verhältnisse sollen im Kapitel über den Bau der Epidermis ausführlicher erörtert werden und sind hier nur wegen ihres Interesses für die Frage von der lateralen Symmetrie der betreffenden Blätter kurz gestreift. Sie deuten nämlich darauf hin, daß die angedrückten bis aufrecht-abstehenden, bifazialen Blätter an Hauptachse und Seitenästen gewisser Arten invers-dorsiventralen Bau besessen haben, und daß also das Assimilationsgewebe bei ihnen vorzugsweise auf der exponierten Unterseite einschließlich des Blattpolsters ausgebildet gewesen ist. Normal dorsiventraler Bau mit ausschließlich oberseitigem Assimilationsgewebe dürfte hier nur ausnahmsweise vorhanden gewesen sein, da sogar die gespreizten Blätter von *Ernestiodendron* sich wahrscheinlich dem äquifazialen Bau mehr oder weniger stark genähert haben. Wie KUGLER (1928, p. 105) festgestellt hat, ist die Symmetrie im Blattaufbau nicht für alle Blätter eines Individuums, ja nicht einmal für die eines Triebes immer ganz gleich. Obwohl keine äußeren Verschiedenheiten in der Gestaltung der Blätter auf der Ober- und Unterseite der Seitenäste bemerkbar sind, ist es nicht undenkbar, daß in deren anatomischem Bau je nach der Lichtlage Schwankungen zwischen inverser Dorsiventralität und äquifazialem Bau in bezug auf die Ausbildung des Mesophyllgewebes innerhalb des Individuums, ja vielleicht sogar bei den einzelnen Blättern vorgekommen sind. Wie ich in anderem Zusammenhang nachgewiesen habe (FLORIN 1931, pp. 180—195), wird demgegenüber die Verteilung der Spaltöffnungsapparate auch bei nicht drehbaren Koniferenblättern wenig oder gar nicht von den Lichtverhältnissen beeinflusst.

Die Laubblätter an den Seitenzweigen letzter (und bei entsprechend stärkerer Verzweigung auch vorletzter) Ordnung bei den Arten der Gattungen *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Walchia*, *Paleotaxites* und *Lecrosia* lassen sich zusammenfassend folgendermaßen charakterisieren:

Blätter nadel- bis schuppenförmig,  $\pm$  derb, homomorph, bifazial,  $\pm$  dicht spiralig gestellt, übereinandergreifend, allseitswendig, adaxial entweder der ganzen Länge nach oder vorzugsweise im apikalen Teil  $\pm$  konkav gekrümmt oder auch im ganzen betrachtet (in Marginalansicht) S-förmig gestaltet, mit parallel zu ihrer Achse gerichteter oder  $\pm$  stark einwärts gekrümmter Spitze versehen, ferner aufrecht-abstehend bis fast gespreizt

(Gruppe A) oder gespreizt bis  $\pm$  hängend (Gruppe B), an der Achse breit herablaufend (Gruppe A) oder nicht herablaufend (Gruppe B), in Fazialansicht dreieckig bis fast linealisch, stets einfach-spitzig, im Querschnitt stumpf vierseitig, obwohl meist auf der Unterseite kräftiger als auf der Oberseite gekielt, höchstwahrscheinlich einaderig.

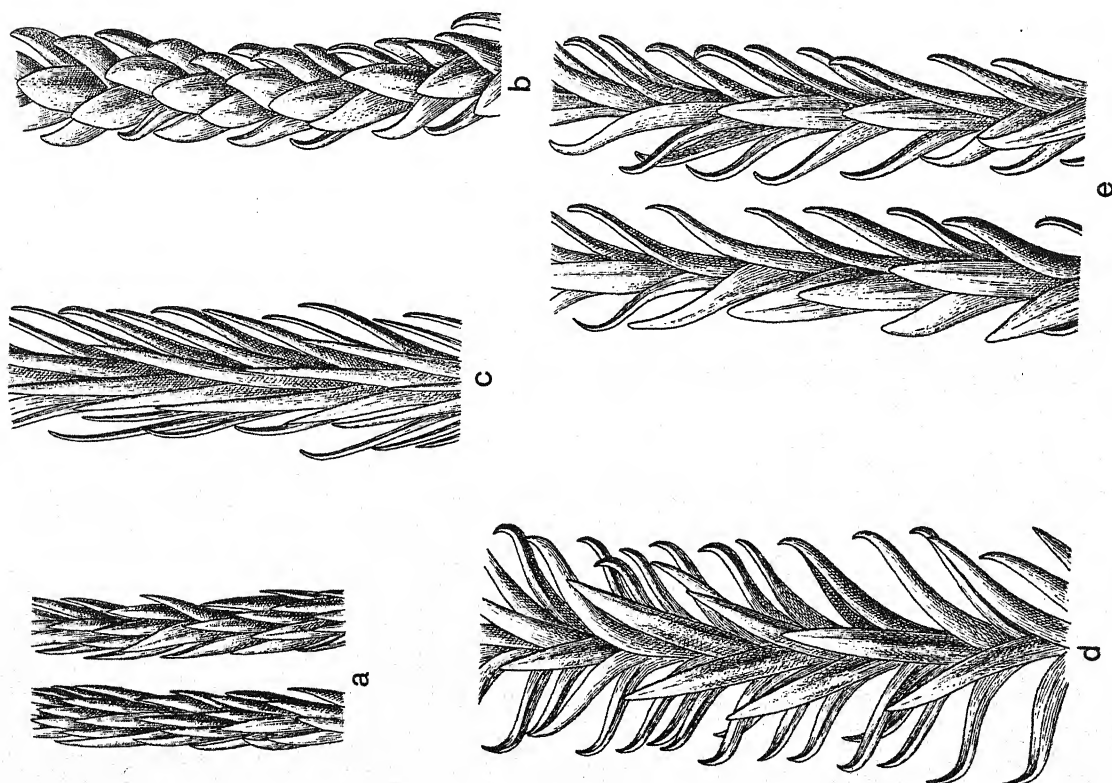
Diese Blätter unterscheiden sich von denen der Hauptachse und der Seitenäste vorzugsweise durch ihre stets ungeteilte und durchschnittlich stärker gekielte Spreite sowohl als auch durch das Fehlen der Adergabelung und ihre meist geringeren Dimensionen einschließlich der seitlichen Ausdehnung der Blattbasen. Sonst stimmen sie mit den letztgenannten nahezu überein. Was oben über die Gliederung in Blattgrund und Blattspreite, die Beschaffenheit des Blattgrundes bei den beiden Artengruppen A und B, die fehlende Ausbildung ausgeprägter Internodien zwischen den Blattinsertionen, die Blattspuren, die Deckelemente der Knospen, die Blattstellung und Blattrichtung und die laterale Symmetrie im Blattaufbau angeführt wurde, gilt im wesentlichen auch hier. Die Seitenzweige letzter Ordnung zeigen rings herum und in ihrem ganzen Verlauf einen sehr gleichförmigen Blattaufbau. Schon die Anfangsblätter jedes Sprosses erreichen die für diesen normale Blattlänge, die dann die Gesamtheit der Mittelblätter auszeichnet. Erst die Endblätter werden allmählich kleiner (Hemmungsbildung). Dagegen kann man zuweilen beobachten, daß die proximalen Seitenzweige eines Astes durchschnittlich längere Blätter als die mittleren tragen (basitone Förderung), und daß diese Seitenzweige sich ihrerseits ähnlich gegenüber den distalen verhalten. Die Blattlänge hat also in derartigen Fällen an den sich sukzessiv entfaltenden Seitenzweigen allmählich abgenommen (vgl. Taf. LV/LVI, Abb. 16; Taf. LXI/LXII, Abb. 1 und 16; Taf. LXV/LXVI, Abb. 3; Taf. LXVII/LXVIII, Abb. 8; Taf. CXI/CXII, Abb. 10; Taf. CXXIX/CXXX, Abb. 6). Ebenso häufig sind aber laterale Sproßsysteme, bei denen derartige Unterschiede kaum bemerkbar sind und die Seitenzweige letzter (zweiter) Ordnung sämtlich gleichförmig ausgebildet erscheinen. Größere Ungleichmäßigkeiten in der Blattfolge eines Seitenzweiges, wie z. B. in Abb. 7, Taf. LXIX/LXX (bei *Lebachia speciosa*) — an zwei Sprossen werden die Blätter plötzlich kleiner — sind als durch irgend eine Art von Schädigung hervorgerufene Anomalie aufzufassen. Es ist aber anzunehmen, daß gleitende Unterschiede in der Blattgröße zwischen verschiedenen Regionen des einzelnen Baumes eine normale Erscheinung gewesen sind. Nur so kann der Umstand erklärt werden, daß die erhalten gebliebenen lateralen Sproßsysteme innerhalb jeder einzelnen Art eine gewisse Variabilität in der durchschnittlichen Blattgröße je Sproßsystem zeigen, obwohl sie sonst genau miteinander übereinstimmen.

Sehr gleichförmig ist ferner die Richtung der Blätter, und zwar nicht nur an dem einzelnen Seitenzweig letzter Ordnung eines bestimmten lateralen Sproßsystems, sondern außerdem bei seinen sämtlichen Seitenzweigen im Vergleich miteinander. Nur die Endblätter sind manchmal stärker aufgerichtet als die Anfangs- und Mittelblätter.

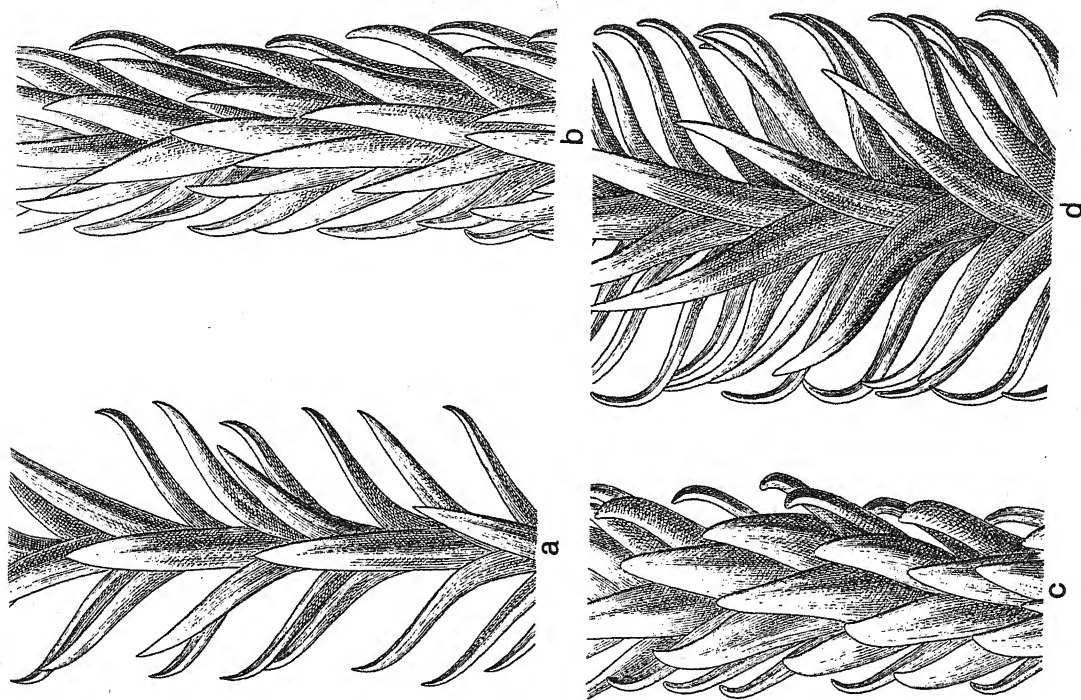
Charakteristisch für die Artengruppen A und B ist die verschiedene Beschaffenheit der Blattbasen, in welcher Beziehung die Blätter der Seitenzweige letzter Ordnung sich ähnlich denen der Seitenäste verhalten.

Wie in bezug auf Hauptachse und Seitenäste unterscheiden sie sich ferner im Grad der Abspreizbewegung und Krümmung der Blätter an den Seitenzweigen letzter Ordnung. Die Arten der Gruppe B weisen gespreizte bis mehr oder weniger hängende Laubblätter auf, während die der Gruppe A meist durch kleinere bis sehr kleine Blattachselwinkel gekennzeichnet sind. Einige Arten der Gruppe A haben aufrecht-abstehende Blätter, die ihre wohl stets mit Spaltöffnungen reichlich versehene Oberseite mehr oder weniger eng an den Sproß drücken [*Lebachia hypnoides*, *Walchia* (*Lebachia*?) *minuta*, *W.* (*Lebachia*?) *Carpentieri* und *W.* (*Lebachia*?) *stricta*], während die morphologische Unterseite nach außen gekehrt und fast allein dem Licht exponiert gewesen ist. Hier dürfte demnach das Palisadengewebe hauptsächlich ausgebildet gewesen sein. Bei anderen Arten derselben Gruppe liegen die Nadeln dem Sproß nicht an, sind aber so gekrümmt, daß ihre Spitze mit





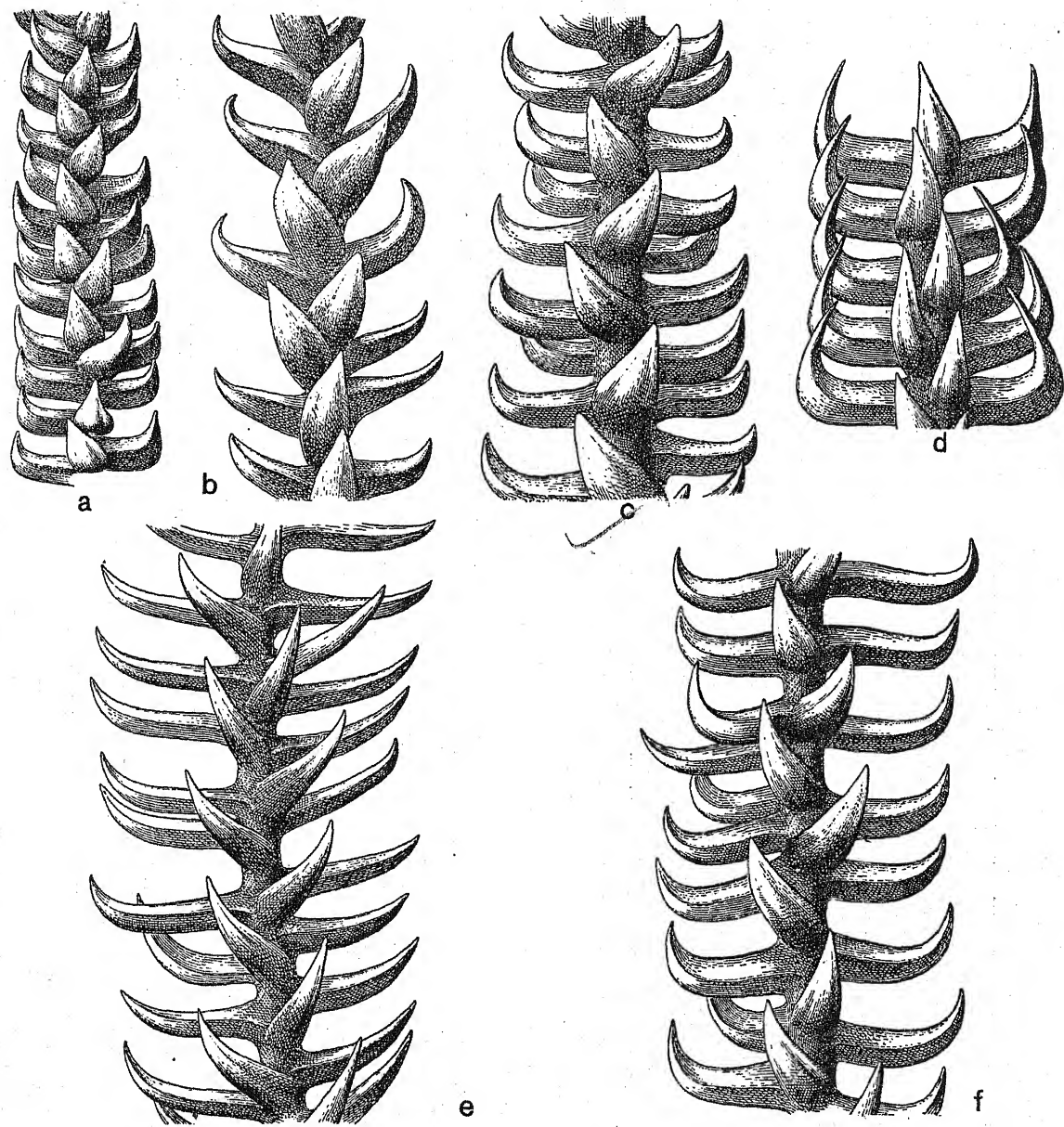
Textabb. 14. Wiederhergestellte Partien von beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung. — 4, 5/1.  
 a. *Walachia (Lebachia?) stricta* (vgl. Taf. CXXXV/CXXXVI, Abb. 12).  
 b. *Lebachia hypnoides* (vgl. Taf. CI/CII, Abb. 17).  
 c. *Lebachia angustifolia* (vgl. Taf. XXXIX/XL, Abb. 40).  
 d. *Lebachia Geopertiana* (vgl. Taf. XLIII/XLIV, Abb. 90).  
 e. *Lebachia parvifolia* (vgl. Taf. XXXI/XXXII, Abb. 23).



Textabb. 15. Wiederhergestellte Partien von beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung. — 4, 5/1.  
 a. *Lebachia lariifolia* (vgl. Taf. LIII/LIV, Abb. 10).  
 b. *Lebachia piniformis* (vgl. Taf. XXIII/XXIV, Abb. 11).  
 c. *Lebachia Hirmiri* (vgl. Taf. XCI/XCII, Abb. 5).  
 d. *Lebachia speciosa* (vgl. Taf. LXV/LXVI, Abb. 7).

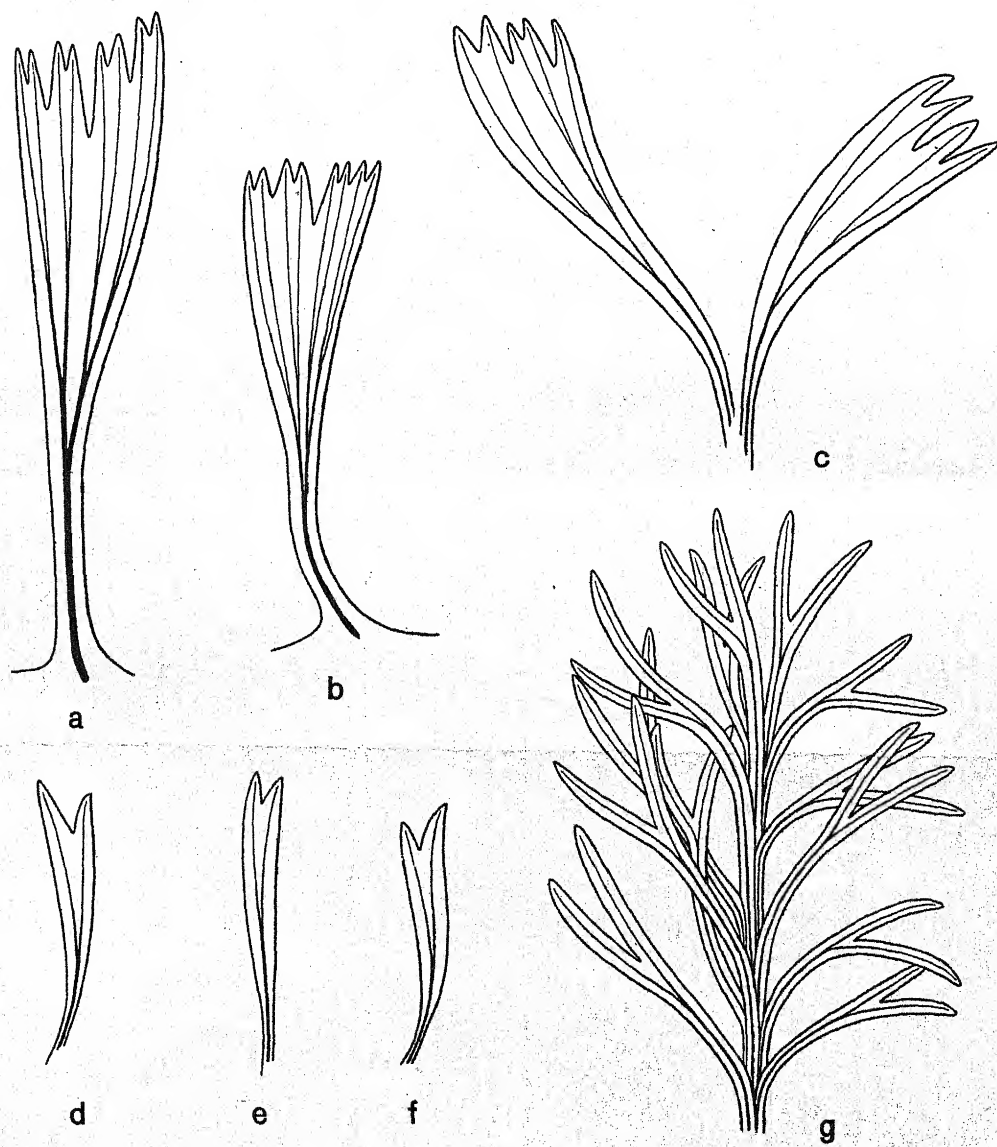






Textabb. 16. Wiederhergestellte Partien von beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung.

a-c. *Ernestiodendron filiciforme* (vgl. Taf. CXIII/CXIV, Abb. 2, Taf. CXI/CXII, Abb. 11, bzw. Taf. CXIX/CXX, Abb. 11). — 4,5/1.  
 d. *Ernestiodendron filiciforme* var. *gracile* (vgl. Taf. CXXV/CXXVI, Abb. 9). — 12,5/1.  
 e. *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* (vgl. Taf. CXLIII/CXLIV, Abb. 12). — 4,5/1.  
 f. *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *germanica* (vgl. Taf. CXLVII/CXLVIII, Abb. 5). — 4,5/1.



Textabb. 17. a-f. Laubblätter an Sprossachsen vorletzter (a-c) und letzter Ordnung (d-f) von *Buriadia heterophylla* (nach Sahn i 1928, Taf. I, Abb. 1 (a-f) und 2 (a-b)). — 2,5/1.  
 g. Laubblätter an einer Sprossachse letzter Ordnung von *Carpentaria frondosa* (vgl. Taf. CLXI/CLXII, Abb. 7, in der vorliegenden Arbeit). — 4,4/1.





ihm etwa parallel verläuft [*Lebachia piniformis*, *L. parvifolia*, *L. angustifolia*, *L. mitis*, *L. intermedia*, *Walchia* (*Lebachia*?) *Bertrandii* usw.]. Das Mesophyll dürfte dementsprechend Übergänge vom invers-dorsiventralen zum äquifazialen Bau gezeigt haben. Noch andere Arten der Gruppe A zeigen abstehende bis fast gespreizte, obwohl adaxial mehr oder weniger stark gekrümmte Blätter und leiten zu denen der Gruppe B bezeichnenden über. Während die Arten jener Gruppe in zwei parallelen Streifen angeordnete Spaltöffnungen auf der Blattoberseite besitzen und auf der Blattunterseite nur zwei kleinere Gruppen an der der direkten Belichtung entzogenen Basis aufweisen, zeichnen sich die Blätter innerhalb der Gruppe B durch eine weit gleichmäßigere Verteilung der in isolierten Längsreihen auftretenden Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite aus. Im letzteren Falle dürften die Blätter auch hinsichtlich der Ausbildung und Verteilung des Palisadengewebes vorzugsweise äquifazial gewesen sein, obwohl Übergänge zum invers-dorsiventralen Bau wahrscheinlich nicht gefehlt haben.

Aus den obigen Ausführungen geht hervor, daß bei den ausgewachsenen Pflanzen mehrerer „Walchien“ (im weiteren Sinne) sowie *Paleotaxites* und *Lecrosia* zwei Blattformen zu unterscheiden sind, nämlich größere Gabelblätter an Hauptachse und Seitenästen (wenigstens zum Teil) und kleinere einfachspitzige Blätter vor allem an den Seitenzweigen letzter Ordnung. Es handelt sich hier um Heterophyllie im engeren Sinne (vgl. TROLL 1938—1939, p. 1678), eine ungleiche Ausbildung der Blätter an Sproßachsen verschiedener Ordnung, die nach TROLL mit der Differenzierung des Triebsystems (im ganzen betrachtet) in stärkere und schwächere Komponenten zusammenhängt. Als Beispiel für eine derartige Heterophyllie hat TROLL (loc. cit., pp. 1064, 1679) *Ginkgo biloba* L. erwähnt, bei der die Langzweige lappige Blätter und die Seitenzweige verkürzte ganzrandige Blätter tragen. Insbesondere zeichnen sich die Blätter der Langzweige dadurch gegenüber denen der Kurzweige aus, daß sie einen tiefen medianen Einschnitt zeigen. Die Analogie mit den „Walchien“ ist auffallend. Nach dem genannten Autor beruht die Heterophyllie bei *Ginkgo* auf der Fähigkeit der Pflanze, an kräftigen Trieben die Blattform des Jugendstadiums zu wiederholen.

Aus der bei gewissen *Lebachia*-, *Walchia*- und *Lecrosia*-Arten festgestellten Heterophyllie können wir demnach einen Einblick in die ontogenetische Blattfolge bei diesen Koniferen gewinnen. Es ist anzunehmen, daß die Gabelblätter der Hauptachse und der Seitenäste eine Blattform repräsentieren, die entweder mit der Jugendform selbst übereinstimmt oder wenigstens eine Übergangsform zwischen Jugend- und Folgeblättern darstellt. Die Jugendblätter sind bei ihnen ziemlich sicher durch isotome Gabelung der Spreite und isotomgabelige Aderung gekennzeichnet gewesen, und die späteren Blätter vom *Gomphostrobus*-Typ dürften höchstens nur in der Größe und dem Grad der anatomischen Differenzierung von ihnen abgewichen sein.

Diese heteroblastische Entwicklung der Blätter ist bei den rezenten Koniferen nicht selten. DIELS (1906, p. 23; vgl. VISCHER 1915, p. 6) unterscheidet generell drei verschiedene Heteroblastien:

1. Heteroblastien mit gehemmten Primärblättern,
2. Heteroblastien mit gehemmten Folgeblättern, und
3. Heteroblastien mit Helikomorphien unbestimmten Charakters.

Die Heteroblastien der rezenten sowohl als auch der paläozoischen Koniferen gehören dem zweiten Typus an. Die Hemmung der Folgeblätter betrifft bei ihnen Größe, Zerteilung und Aderung der Spreite sowie ihre Abspreizbewegung während der Entfaltung. Dagegen dürften diese Folgeblätter im anatomischen Bau stets reicher differenziert als die Jugendblätter gewesen sein. TROLL (1938—1939, p. 1389) spricht mit Bezug auf den Übergang von der Primär- zur Folgeblattform von einem Erstarkungsphänomen, das mit der Dickenperiodizität der Sproßachse in Beziehung steht.

Die verschiedenen Blattformen einer Konifere mit heteroblastischer Entwicklung, Jugend-, Übergangs- und Folgeblätter, sind in erster Linie örtlich und zeitlich, d. h. an bestimmte ontogenetische Phasen gebunden, welche letztere allerdings unter Umständen verkürzt bzw. verlängert werden können. Im allgemeinen folgen diese Blattformen regelmäßig aufeinander. Eine später entstandene Form läßt sich ungezwungen aus der vorhergehenden ableiten, so auch offenbar bei den „Walchien“ und verwandten Formen. Bei Störungen in den normalen Wachstumsbedingungen können bekanntlich bei älteren Bäumen gewisser rezenten heteroblastischen Koniferen Rückschläge zu einer Blattform eintreten, die als Übergangsform zwischen Jugend- und Folgeblättern schon früher in der Ontogenie entstanden ist. Analog dürften auch die anomalen Blätter derjenigen in Gallensprosse umgewandelten Seitenzweige letzter Ordnung aufzufassen sein, die bei *Lebachia piniiformis* var. *magnifica* (Taf. XXIX/XXX, Abb. 8), *Lebachia piniiformis* var. *Solmsii* (Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 4), *L. piniiformis* (typische Form) (Taf. XI/XII, Abb. 3) und *L. parvifolia* (Taf. XXXV/XXXVI, Abb. 12; vgl. Textabb. 10) nachgewiesen sind. Bei der erstgenannten Form handelt es sich um Gabelblätter vom *Gomphostrobus*-Typ, die die Beblätterung der Seitenäste auszeichnet, aber an den normalen Seitenzweigen letzter Ordnung fehlen. Bei *L. parvifolia* dagegen dürfte es sich hauptsächlich nur um ein kräftigeres Längenwachstum der Laubblätter handeln, da eine Gabelung der Spreiten meist nicht sicher nachweisbar ist. In beiden Fällen ist aber ihr Auftreten mit einer eigentümlichen Symmetrieänderung im Sproßaufbau verbunden. Während der normal beblätterte Teil des Sprosses allseits gerichtete Blätter aufweist, sind die anomalen Blätter der offenbar durch stärkeres Zufließen von Baustoffen in ihrer Entwicklung gestörte distale Partie durch Überbiegen einseitig gerichtet, was dieser Partie einen eigentümlichen, besenartigen Charakter verleiht.

Endlich ist zu erwähnen, daß ein Rückschlag von der Folgeform zu Gabelblättern nicht nur an Gallensprossen, sondern bisweilen auch normal an weibliche Zapfen tragenden Seitenachsen zweiter Ordnung stattfinden kann. Besonders deutlich tritt diese Erscheinung bei einem Exemplar von *Lebachia piniiformis* hervor (Taf. XIX/XX, Abb. 1–2). Die betreffenden Gabelblätter weichen, abgesehen von der gegabelten Spitze, wenig von den unterständigen Laubblättern ab, gehen aber distalwärts in die längeren und viel breiteren, gleichfalls gegabelten Tragblätter (Brakteen) des Zapfens über.

Wie bei den meisten rezenten Koniferen waren die Laubblätter der Gattungen *Lebachia*, *Ernestiodendron*, *Walchia*, *Paleotaxites* und *Lecrosia* sehr persistent, zumal ihre Blattpolster dem Dickenwachstum der Achsen lange Zeit folgten. Besonders dauerhaft sind sie bekanntlich bei gewissen rezenten Araukarien (SEWARD u. FORD 1906, p. 318; ELLIOTT 1937, p. 118). THOMSON (1913, p. 6) bemerkt, daß sie häufig nicht einzeln, sondern mit dem ganzen Zweig abgeworfen werden. „The persistent condition is . . . the ancestral one for the Conifers, and the *Araucarineae* take precedence over all the others, not only in respect to the greater persistence of their leaves, but also in probably being the only living forms with indications of the two processes by which the persistent habit has been overcome, by the deciduous leaf and by the deciduous branch“ (THOMSON, loc. cit., p. 8). Was die genannten paläozoischen Koniferen betrifft, so dürften beide Gruppen A und B in gleichem Grade durch Abwerfen von Seitensprossen und ganzen lateralen Sproßsystemen charakterisiert gewesen sein, während die einzelnen Blätter im letzteren Falle leichter als bei den Arten der Gruppe A abfielen. Dieser Unterschied hängt mit den oben schon erörterten Differenzen im Bau der Blattbasen zusammen. Da beide Gruppen immergrüne Holzpflanzen umfassen, versteht sich von selbst, daß hier ausschließlich vom Blattfall infolge natürlichen Todes die Rede ist.

BEHRENS (1886, p. 44; vgl. NEGER u. FUCHS 1915, pp. 623) unterscheidet bei den heutigen Koniferen folgende Arten des Blattabwurfs:

- a) Abwurf infolge einer sekundär angelegten Trennungsschicht im Blattstiel;
- b) Abwurf durch den Korkmantel der Achse; und



- c) Abwurf durch eine schon frühzeitig (vor der fertigen Ausbildung des Blattes) angelegte Trennungsschicht.

Die habituell mehr oder weniger an die „Walchien“ erinnernden rezenten Araukarien sind durch den zweiten Typus des Blattabwurfs charakterisiert. Für *Araucaria araucana* (MOL.) K. KOCH führt BEHRENS (loc. cit., p. 30) an, daß Kork schon in der ersten Vegetationsperiode in den Rillen zwischen den Blattpolstern aus der subepidermalen Parenchymschicht gebildet wird. Das Polster wird erst später von der Korkbildung ergriffen, wobei die subhypodermale Palisadenparenchymschicht die phellogene Schicht darstellt. Rings um die Basis der Blattspreite, die noch mehrere Jahre persistiert, dringt das Periderm nach außen in die Spreite eine gewisse Strecke weit vor. Auch hier entsteht nach BEHRENS der Kork aus der subhypo- oder subepidermalen Mesophyllschicht. Nach einigen Jahren entsteht dann unter der absterbenden Blattspreite eine sich allseits an das Periderm der Achse ansetzende Korkplatte, wodurch sie schließlich vom Sproß getrennt wird. Dies ist nach dem genannten Autor der am häufigsten unter den Koniferen vorkommende Typus des Blattfalls. Obwohl der Vorgang des Blattabwurfs bei den Lebachien bzw. den zu *Lebachia* wahrscheinlich gehörenden Koniferenformen naturgemäß nicht genauer verfolgt werden kann, so läßt sich doch aus den an *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajotense* (S. 278) gemachten Befunden mit Sicherheit behaupten, daß bei ihnen die Laubblätter, wenn einzeln abfallend, wie bei *Araucaria* durch den Korkmantel der Achse abgeworfen wurden. Eine besondere Trennungsschicht wie bei rezenten Pinaceen wurde also bei ihnen nicht ausgebildet. Wie man im einzelnen die leichtere Ablösbarkeit der Blätter von *Ernestiodendron* und von den zu dieser Gattung wahrscheinlich gehörenden *Walchia*-Arten erklären soll, läßt sich nur vermuten. Sie hängt zwar in erster Linie mit der zuvor erörterten Organisation der Blattbasen zusammen, in der die Artengruppe B sich von der Gruppe A unterscheidet. Um die ziemlich scharf umschriebenen Narben zu erklären, die die *Ernestiodendron*-Blattspreiten an der Achse hinterlassen, könnte man außerdem einen besonderen Mechanismus annehmen, wie etwa die Bildung einer solchen sekundären Trennungsschicht, wie wir sie an den Blättern von *Taxus* kennen gelernt haben (NEGER u. FUCHS 1915, p. 623). Daß die Gruppen A und B sich in dieser oder ähnlicher Weise je nach dem verschiedenen Habitus der Blätter auch im Typus des Blattabwurfes ungleich verhalten haben, ist an und für sich nicht unwahrscheinlich. Ich erinnere daran, daß der Typus des Blattfalles sogar innerhalb ein und derselben rezenten Koniferengattung wechseln kann, was von BEHRENS (loc. cit., p. 14) für *Dacrydium* festgestellt wurde.

Unter denjenigen *Walchia*-Arten, die wahrscheinlich zu *Lebachia* gehören, gibt es, wie erwähnt, einige mit mehr oder weniger ausgeprägt schuppenförmigen Blättern an den Seitenzweigen letzter Ordnung. Diese leiten zu den beiden *Paranocladus*-Arten über, die gleichfalls durch schuppenförmige und meist aufrechte bis mehr oder weniger der Achse angedrückte Blätter gekennzeichnet sind. *Paranocladus*? *jallax* stellt einen extremen Fall dar, mit lauter kleinen, zugespitzten, dicht spiralig gestellten und übereinandergreifenden, herablaufenden Schuppenblättern an allen Seitenachsen. Die Laubblätter von *P. Dusenii*, deren Epidermisstruktur untersucht werden konnte, haben zwei längere Spaltöffnungsstreifen auf der Oberseite, aber nur zwei kleine basale Gruppen von Spaltöffnungsapparaten auf der Unterseite. Auch hinsichtlich der Ausbildung des Assimilationsgewebes sind diese Blätter sicher invers-dorsiventral gewesen. Irgendwelche Andeutungen einer Gabelung der Spreite oder einer Gabeladerung fehlen. Was die Hauptachse betrifft, ist jedoch die Blattgestaltung ganz unbekannt. Es läßt sich daher nicht sagen, ob diese einfachspitzige oder eventuell Gabelblätter getragen hat.

Großes Interesse beansprucht endlich die Blattgestaltung bei den übrigen in der vorliegenden Arbeit behandelten, auf beblätterte Sproßsysteme gegründeten Gattungen aus dem Oberkarbon und dem unteren Perm, *Carpentieria* und *Buriadia*. Die systematische Stellung ist zwar hier weniger gut bekannt als in bezug

auf die Gattungen *Lebachia* und *Ernestiodendron*, da keine Zapfen bisher gefunden worden sind, aber der Aufbau ihrer lateralen Sproßsysteme und der Laubblätter scheint am nächsten auf Verwandtschaft mit den gleichaltrigen paläozoischen Koniferen hinzudeuten.

Bekanntlich stellt die Beibehaltung der Jugend- oder Übergangsformen bei gewissen rezenten Koniferen, z. B. *Juniperus communis* L., *Actinostrobus acuminatus* PARL. u. a., ein für die Art charakteristisches Merkmal dar. Bei anderen kann der in der Ontogenie normal ziemlich früh sich vollziehende Übergang zwischen Jugend- und Folgeform durch äußere Faktoren bis zur Blühreife verzögert oder sogar ganz verhindert werden. Es liegt nahe, in der Beblätterung der *Carpentieria*-Sprosse durch lauter Gabelblätter eine Analogie zu diesen Verhältnissen zu erblicken. Wegen der etwas abweichenden Gestalt dieser Gabelblätter glaube ich jedoch nicht, daß *Carpentieria* nur als fixierte Jugend- oder Übergangsformen von „Walchien“ betrachtet werden kann. Ihr Vorhandensein bestärkt mich aber in der Auffassung, daß die Gabelblätter der paläozoischen Koniferen eine phyletisch ursprünglichere Blattform als die einfachspitzigen Blätter darstellen, und daß also diese sich aus gegabelten Formen ableiten lassen. Wie bei den *Gomphostrobus*-Blättern war die Blattspreite von *Carpentieria frondosa* an der Gabelstelle und in den Gabelzipfeln verhältnismäßig dick und außerdem auch in der proximalen Hälfte wenig abgeflacht. Ob die Gabelzipfel auch hier je eine bilateral abgeflachte Innenseite einander zugewendet und gerundete oder gekielte Außenseiten besessen haben, kann jedoch nicht entschieden werden.

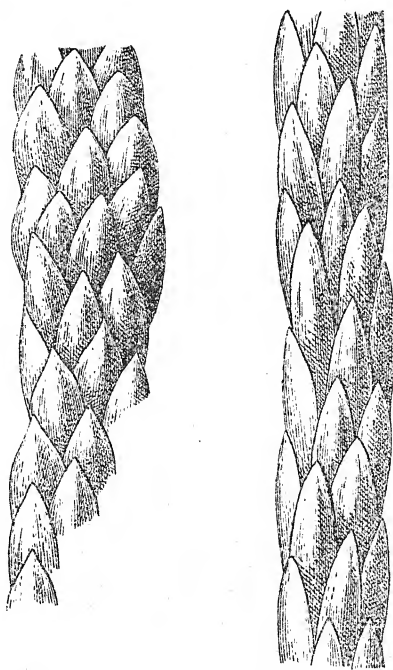
Das laterale Sproßsystem von *Carpentieria frondosa* ähnelt im Abdruck sehr demjenigen gewisser Lebachien mit abstehenden bis fast gespreizten Blättern. Wie bei diesen Formen sind die Blätter von *Carpentieria* bifazial, spiralig gestellt, allseits gerichtet und an der Achse herablaufend. In der basalen Hälfte der Spreite sind sie im Gegensatz zu den *Gomphostrobus*-Blättern linealisch-keilförmig, gabeln sich aber dann wie diese distalwärts isotom. Auch die mediane Ader gabelt sich allem Anschein nach isotom und sendet je einen Gabelzweig in die Zipfel der Spreite.

Noch stärker weichen die *Buriadia*-Blätter von denen der „Walchien“ ab. Sie sind zwar wie die *Carpentieria*-Blätter bifazial, allseits gerichtet, an der Achse herablaufend und in der basalen Hälfte linealisch-keilförmig oder keilförmig, aber apikalwärts gabelt sich die Spreite einerseits seichter, andererseits nicht nur einmal, sondern bisweilen mehrmals isotom. Je nach dem Grad der Zerteilung der Spreite zeigt die in die Blattbasis austretende einfache Ader ein- bis mehrmalige isotome Gabelung. Die Seitenzweige letzter Ordnung scheinen durchgehends nur je einmal gegabelte Blätter getragen zu haben. Sie dürften daher als gehemmte Folgeblätter zu deuten sein.

BOWER (1917, p. 700), der die Blattgestaltung und Blattaderung der Pteridophyten studiert hat, kam zu dem Schluß, „that in all the primitive phyla of Vascular Plants where branching occurs, distal dichotomy is the fundamental mode of that branching“. Aus den obigen Ausführungen über die Laubblätter einiger paläozoischer Koniferen folgt, daß diese Gymnospermenklasse sich in übereinstimmender Weise verhalten hat. Die ontogenetische Reihe begann meist mit solchen Blättern, deren Spreite und einzige basale mediane Ader sich distalwärts isotom gabelten, und schloß mit unverzweigten, einaderigen Nadel- oder Schuppenblättern ab, die reduzierte Gebilde (Hemmungserscheinungen) darstellen. Bei *Buriadia* traten in ähnlicher Weise distalwärts reichlicher gegabelte Blätter an den Achsen vorletzter Ordnung auf, während die der Seitenzweige letzter Ordnung stets nur einmal gegabelt gewesen sein dürften. Bei *Carpentieria* ist zwar die Beblätterung der lateralen Sproßsysteme einheitlich und zeigt lauter je einmal gegabelte Laubblätter. Es ist aber durchaus nicht unwahrscheinlich, daß die Hauptachse bei dieser Gattung etwas stärker zerteilte Blätter getragen hat. Man könnte demnach annehmen, daß Heteroblastien mit gehemmten Folgeblättern unter den ältesten Koniferen vorherrschend gewesen sind. Ihren reduzierten Charakter dürften die

Folgeblätter der „Walchien“ (im weiteren Sinne) vor allem durch frühzeitiges Erlöschen des Spitzenwachstums erhalten haben, welches bei ihnen das gänzliche Verschwinden der Gabelung und eine extreme Vereinfachung der Aderung herbeigeführt hat.

Es sei daran erinnert, daß die distale Gabelverzweigung der Laubblätter an der Hauptachse und den Seitenästen einiger „Walchien“ gewissermaßen ihr Analogon unter den lateralen Sproßsystemen derselben Koniferen findet, welche ebenfalls, obwohl nur ausnahmsweise distale Dichotomie aufweisen können (vgl. Textabb. 9b).



Textabb. 18. Partien von beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung von *Paranocladus? jallax* (vgl. Taf. CLXV/CLXVI, Abb. 3 bzw. 4). — 5/1.

Sämtliche der hier behandelten Koniferen bzw. koniferenähnlichen Gewächse weichen in ihrer Beblätterung von den Cordaiten des Paläozoikums stark ab. Diese besaßen bekanntlich stets einfache, ganzrandige, lange (0,012—1,0 m) und breite (bis 0,2 m), bandförmige oder lineale bis fast spatelförmige Blätter mit mehreren, etwa parallelen Längsadern. Ihre Blätter waren ferner meist mehr oder weniger weit voneinander entfernt, fielen bald ab und hinterließen dabei große, quergestellte, etwa elliptische Narben an der Achsenoberfläche. In die Blattbasis traten stets mehrere Blattspurstränge ein, die durch wiederholte Gabelung der in der Stele meist doppelten Blattspur entstanden waren. Durch die starke Entwicklung der einzelnen Laubblätter zeichnen sich aber die Cordaiten nicht nur vor den paläozoischen, zum Teil mit ihnen gleichaltrigen Koniferen, sondern vor dieser Klasse überhaupt vornehmlich aus, obwohl Formen mit mehraderigen Blättern auch bei ihr nicht ganz fehlen (vgl. besonders *Agathis* und *Podocarpus* Sect. *Nageia*).

Auch die meisten oberpermischen und untertriassischen Koniferen weichen in der Beblätterung der lateralen Sproßsysteme von den ältesten bekannten Vertretern der Klasse mehr oder weniger ab. Dies gilt besonders



von *Ullmannia* und *Albertia* mit ihren breiteren, eirunden oder verkehrt-eirunden bis lanzettlichen oder sogar linealischen Blättern. Einzelne „Voltzien“ zeigen aber in dieser Hinsicht eine gewisse Ähnlichkeit mit den kräftiger beblätterten *Lebachia*-Arten, und die schuppenförmigen Blätter von *Walkomiella*<sup>7)</sup> erinnern an die von *Paranocladus*. Gabelige Laubblätter fehlen jedoch bei den Koniferen des oberen Perms und der folgenden Perioden gänzlich.

## Anatomie der Vegetationsorgane.

### Die Sproßachse.

Aus den speziellen Teilen dieser Arbeit geht hervor, daß die Sproßachsen der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen meist nur als Abdrücke erhalten und strukturbietende Stücke also nur ausnahmsweise gefunden worden sind. Außerdem lassen diese wenigen Reste wegen des Erhaltungszustandes viel zu wünschen übrig. Wir haben daher nur eine mangelhafte Kenntnis von der Anatomie ihrer Sproßachsen, was um so bedauerlicher ist, als es sich um die ältesten bekannten Vertreter des Koniferenstammes handelt. Die wenigen Angaben über das Primärholz, das Sekundärholz, das Mark und die Rinde, welche die bisherigen Untersuchungen geliefert haben, sollen nun zusammengefaßt und erörtert werden.

#### Bau des Primärholzes.

Wegen des schlechten Erhaltungszustandes der in Betracht kommenden Sproßachsenreste ist wenig über den Bau des Primärholzes bei den „Walchien“ bekannt. Wie in bezug auf die rezenten Araukarien stellt das Primärholz bei *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* einen, praktisch gesprochen, geschlossenen, das Mark umgebenden Tubus dar, der nur mehr oder weniger schwach hervorspringende Pole aufweist. Es handelt sich um eine echte Eustele mit endarchem Protoxylem. Zentripetales Holz fehlt offenbar ganz. Wie bei den Koniferen im allgemeinen — aber im Gegensatz zu den bei den Cordaiten obwaltenden Verhältnissen — tritt das Primärholz des Stammes quantitativ sehr stark im Vergleich zum Sekundärholz zurück und zeigt die Dicke von nur wenigen Elementen. Der Bau dieser Tracheiden des Primärholzes läßt sich bei *Walchiopremnon* nicht sicher feststellen. Die Spiraltracheiden und folgenden Tracheiden gehen aber sehr rasch in vorzugsweise einreihige Hoftüpfeltracheiden über. H. POTONIE (1888, p. 326) glaubte bei *Tylodendron speciosum* Spiral- und Treppentracheiden (?) im Primärholz beobachtet zu haben.

Auch wenn wir also über die Ausbildung des Primärholzes bei den „Walchien“ sehr unvollständig unterrichtet sind, so dürfte doch die Feststellung möglich sein, daß diese sich von gewissen anderen paläozoischen Gymnospermen mit Sekundärholz vom *Dadoxylon*-Typ nicht unwesentlich unterschieden haben. Ein Gegenstück zu der recht mächtigen Entwicklung des Primärholzes, wie sie von BAILEY (1925, p. 588), FRENTZEN (1931 a, I, p. 48) und gewissen älteren Autoren für *Dadoxylon*-Arten beschrieben wurde, ist hier nicht zu finden, und es hat den Anschein, als ob auch typische Treppentracheiden bei den „Walchien“ fehlten. Ich habe den Eindruck bekommen, daß die „Walchien“ sich in bezug auf den Bau des Primärholzes viel mehr den heutigen Araukarien als den betreffenden paläozoischen, wohl meist den *Cordaitales* angehörenden *Dadoxyla* näherten. Nach POOL (1929, pp. 502, 573) finden sich bei *Araucaria* und *Agathis* an den Xylempolen zunächst Spiral- und dann bisweilen einige Netztracheiden, welche letztere auch behöft Tüpfel aufweisen.

<sup>7)</sup> Vgl. Note auf Seite 370 in der vorliegenden Abhandlung.

Auf diese Tracheiden folgen die Hoftüpfeltracheiden des Sekundärholzes. Typische, behöftete Treppentracheiden werden also nicht ausgebildet. Nach BAILEY (1925, p. 593) treten jedoch sporadisch mehr oder weniger quergestreckte behöftete Tüpfel in der Übergangszone auf, was bisweilen an die Verhältnisse bei den echten Treppentracheiden der paläozoischen Cordaiten erinnert.

Ich verweise in diesem Zusammenhang auf die in meiner Ginkgophyten-Arbeit (FLORIN 1936 a, II, p. 10) enthaltene Diskussion über die Tracheidentüpfelung der Gymnospermen, die durch die Untersuchungen BAILEY's veranlaßt und u. a. mit folgenden Sätzen abgeschlossen wurde (p. 13):

„.... sind die Ergebnisse BAILEY's (1925) hervorzuheben, die unzweideutig den lückenlosen Zusammenhang zwischen den getüpfelten Treppen- und den typischen Hoftüpfeltracheiden bei den *Cordaitales*, *Cycadales* usw. gezeigt haben. In bezug auf die *Ginkgoales* habe ich einen ähnlichen Zusammenhang zwischen getüpfelten Netz- und Hoftüpfeltracheiden nachgewiesen, und wenn man bei den Koniferen von Spiraltracheiden mit rundlichen Hoftüpfeln gesprochen hat, so scheint es sich tatsächlich um getüpfelte Netztracheiden zu handeln. Allem Anschein nach ist die Ansicht von BAILEY richtig, daß die *Ginkgoales*, *Coniferales* und *Gnetales* durchgehends eine übereinstimmende, der typischen getüpfelten Treppentracheiden ermangelnde Reihenfolge von Tracheidenformen aufzuweisen haben, durch welche diese Klassen von den *Cycadofilices*, *Cordaitales*, *Bennettitales* und *Cycadales* unterschieden sind.“

### Bau des Sekundärholzes.

Die Zuwachszonen. — Das einzige hier eingehender bearbeitete Material, das ein wenig Auskunft über die Frage vom Vorhandensein bzw. Fehlen von Zuwachszonen im Sekundärholz der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen geliefert hat, stellen die Stammstücke von *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* dar (S. 277). Es handelt sich um Holzkörper mit *Dadoxylon*-Struktur und schwach oder undeutlich markierten Zuwachszonen. Man beobachtet an Querschnitten schmale, konzentrische, bisweilen ziemlich regelmäßig auftretende Bänder von Tracheiden mit engerem Lumen und dickeren Wänden, also von Engholz, das gegen das nach außen folgende Weitholz hier und da recht gut abgegrenzt ist. Bisweilen kann eine plötzliche Zunahme im radialen Durchmesser und damit im Lumen der Tracheiden deutlich erkannt werden, was für echte Zuwachszonen bezeichnend ist. Auch ANTEVS (1917, p. 361) und FRENTZEN (1931 b, p. 618) haben angenommen, daß hier eine schwache „Jahresringbildung“ vorliegt. Der Erhaltungszustand des Holzes ist aber schlecht und gestattet daher die Beobachtung über eine größere Strecke nicht. Ebenso wenig läßt sich entscheiden, ob das Weitholz — wie bei der Mehrzahl der heutigen Koniferen — sich durch das Vorhandensein von Hoftüpfeln in den Tangentialwänden vom Engholz unterscheidet.

Nach den an *Walchiopremnon* gemachten Beobachtungen zu urteilen, dürften die „Walchien“ sich etwa wie die rezenten Araukarien verhalten haben. Es gibt bei diesen keine bestimmte Grenze zwischen vorhandener und fehlender Zuwachszonenbildung, da die Zuwachszonen innerhalb ein und derselben Art bald sehr deutlich, bald mehr oder weniger unscharf ausgebildet sein, ja sogar ganz fehlen können (THOMSON 1913, p. 32). Daß aber die Zuwachszonen auch bei solchen rezenten Koniferen, die der nördlich gemäßigten Zone angehören, in ihrer Ausbildung sehr stark variieren können, zeigen z. B. die Untersuchungen von BAILEY u. FAULL (1934, Taf. 99—102) in bezug auf *Sequoia sempervirens* (LAMB.) ENDL. Ob die bei den Araukarien tatsächlich bisweilen vorhandenen Zuwachszonen Jahresringe darstellen, wissen wir nicht. Die gleiche Unsicherheit gilt für die „Walchien“.

Nach THOMSON (loc. cit., p. 33) ähneln die paläozoischen *Cordaitales* im allgemeinen den rezenten Araukarien in bezug auf die diffuse Zuwachszonenbildung. Deutliche Zonen fand er jedoch in einer Wurzel vom *Dadoxylon*-Bau aus der englischen Steinkohlenformation. Nach PENHALLOW (1907, p. 28) weichen die *Cordaitales* eben durch das Fehlen von ausgeprägten Zuwachszonen im Stammholz von den Nadelhölzern mit Ausnahme der Araukarien und der *Ginkgoales* ab. Auch wo etwas deutlichere Zonen bei Cordaiten gefunden

werden, erscheinen sie nach diesem Autor „simply als regions of somewhat unequally variable density, dependent upon regional changes in the thickness of the tracheid walls and the volume of the lumen, the one region merging into the other by somewhat gradual transitions and always without that sharply defined alteration of structure so characteristic of the growth rings in the *Coniferales*“ (vgl. SCOTT 1919, p. 16, und Hofmann 1934, p. 155).

Mit besonderem Nachdruck ist GOTHAN (1904, p. 914; 1905, p. 88; 1907, p. 3; 1908, p. 220; 1911, p. 3; 1924, p. 46) für die Auffassung eingetreten, daß periodische Zuwachszonen bei den paläozoischen *Dadoxylon*-Hölzern fast völlig fehlen. Als Ausnahmen nennt er in der letztgenannten Arbeit (1924, pp. 48, 49) ein einziges unbestimmtes Holz aus dem europäischen Karbon und einige Hölzer aus den Gebieten der Gondwanafloora (vgl. KRÄUSEL u. RANGE 1928). Nach ANTEVS (1916, p. 214; 1917, p. 361) zeigt aber auch *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* aus dem Rotliegenden der Vogesen eine obwohl schwache „Jahresringbildung“, und bei einem von ZALESSKY (1911, p. 21) unter dem Namen *Mesopitys Tchihatcheffi* (GOEPP.) ZALESSKY beschriebenen unterpermischen Stamm sind nach ANTEVS unzweifelhafte Jahresringe nachgewiesen.

Seit einigen Jahren vermehren sich diese Ausnahmen. So hat GOLDRING (1921, p. 326) ein mit ziemlich deutlichen Zuwachszonen versehenes *Dadoxylon*-Holz aus dem oberen Pennsylvanian von Oklahoma in den Vereinigten Staaten beschrieben. Ferner ist durch CARPENTIER (1930, p. 79) ein *Dadoxylon* mit Zuwachszonen aus dem Rotliegenden von Autun in Zentral-Frankreich bekannt geworden. Endlich hat FRENTZEN ein Gymnospermenholz mit sehr ausgeprägten Zuwachszonen aus dem Stephan von Baden-Baden unter dem Namen *Dadoxylon zonatum* FRENTZEN (1931 c, p. 28) beschrieben, und auch ein zweites, *D. anulatum* FRENTZEN benanntes Holz, gleichfalls mit abgegrenzten Zuwachszonen, aus dem Unterrotliegenden derselben Gegend und der bayrischen Rheinpfalz (FRENTZEN 1931 a, II, p. 9). Aus seinen eigenen und gewissen früheren Befunden schloß der letztgenannte Autor, daß die in der Sammelgattung *Dadoxylon* zusammengefaßten Hölzer von araukarioidem Bau aus dem Karbon und Perm der nördlichen Halbkugel nicht ausnahmslos frei von Zuwachszonen sind, wenn auch nach wie vor die Tatsache bestehen bleibt, daß die überwiegende Mehrzahl von ihnen zuwachszonenfrei ist.

Die systematische Zugehörigkeit dieser Dadoxyla mit Zuwachszonen läßt sich in der Regel nicht festlegen. Da aber *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* offensichtlich zu den „Walchien“ gehört, könnte man vermuten, daß auch die übrigen durch das Vorhandensein von Zuwachszonen gekennzeichneten und soeben erwähnten nordhemisphärischen Dadoxyla Koniferenhölzer dargestellt haben, zumal sie meist dem Stephan und dem Rotliegenden zu entstammen scheinen. Daß eine solche Vermutung nicht ohne weiteres berechtigt ist, zeigt aber *Mesopitys Tchihatcheffi*, dessen Primärholz mesarch sein dürfte (vgl. SEWARD 1917, p. 295), während zentripetales Holz bei *Walchiopremnon* sowie in den Sproßachsen der Koniferen im allgemeinen gänzlich fehlt.

Außerdem ist in diesem Zusammenhang zu bemerken, daß Zuwachszonen, die wenigstens ebenso deutlich sind wie bei *Walchiopremnon*, tatsächlich auch in geologisch älteren Hölzern vom *Dadoxylon*-Bau nachgewiesen sind, also in Fällen, wo eine Zugehörigkeit zu den Koniferen ausgeschlossen erscheint. So hat ARNOLD (1930, p. 38) deutliche Zuwachszonen bei oberdevonischen Arten der Gattung *Callixylon* ZALESSKY nachgewiesen. Über *C. Newberryi* (DAWS.) ELKINS et WIELAND (ARNOLD 1931, p. 215) gibt er folgendes an:

„Growth rings were observed in practically all specimens examined, but are usually absent from the first fifteen or twenty millimeters of secondary wood immediately surrounding the pith, and at other places they are absent for a greater distance. Generally they are spaced at intervals of three to seven millimeters, although the spacing is entirely too irregular to constitute a specific character. The radial extent of the 'summer wood' is always small, never more than two or three cells. Concentrically placed zones of crushed tissue may, upon casual examination, present a deceptive appearance of growth rings.“



Zuwachszonen scheinen ferner innerhalb der unterkarbonischen Gattungen *Pitys* WITHAM (emend. SCOTT) (SCOTT 1902, p. 354; GORDON 1934—1935, p. 298), *Bilignea* KIDSTON und *Endoxylon* SCOTT (SCOTT 1924 a, pp. 575, 589) vorhanden zu sein. In bezug auf die letztgenannte Gattung führt SCOTT (loc. cit., p. 576) an:

„The evidence for the presence of annual, or at least periodic, rings in this Lower Carboniferous stem seems quite convincing, though the absence of tangential pits may indicate that the differentiation was not so sharp as it is in the recent tree compared“ (d. h. *Ginkgo biloba* L.).

Auch wenn es demnach unsicher bleiben muß, ob die nordhemisphärischen paläozoischen Gymnospermenstämme mit Sekundärholz vom *Dadoxylon*-Typ echte Jahresringe ausbildeten, so kann andererseits nicht geleugnet werden, daß einige von ihnen, vom Oberdevon bis zum Perm, mehr oder weniger ausgeprägte, von einer gewissen Rhythmik in der Gesamtentwicklung zeugende Zuwachszonen besessen haben. Dies gilt also auch von *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense*. Eine andere Frage ist, ob alle Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms sich ähnlich verhalten haben. Aus den an den Markausgüssen von *Tylodendron* gemachten Befunden können wir schließen, daß die Hauptachse bei einigen Formen durch periodisches Auftreten von gehemmten Laubblattpolstern und gestauchtem, eine gedrängtere Stellung der Blätter bewirkendem Streckungswachstum gekennzeichnet war, während sie bei anderen gleichmäßig ausgebildete Laubblätter getragen hat. Da im Anschluß an COSTER (1927, II, p. 29) anzunehmen sein dürfte, daß die Laubperiodizität mit der Rhythmik der Kambialtätigkeit in engem Zusammenhang gestanden hat, ist es nicht unmöglich, daß die „Walchien“ sich auch in bezug auf die Ausbildung des Sekundärholzes der Hauptachse verschieden verhalten haben, so daß die Zuwachszonen bei gewissen Formen mehr oder weniger deutlich gewesen sind, während sie bei anderen ganz fehlten. Es ist auch damit zu rechnen, daß vielleicht ein und derselbe Baum sowohl nach seinem Alter als auch in verschiedenen Regionen schwächere oder schärfere Zuwachszonen ausbildete. COSTER (loc. cit., I, p. 63) fand z. B. in bezug auf *Pinus Merkusii* JUNGH. et DE VRIESE, dem einzigen rezenten Vertreter dieser Gattung in Asien südlich des Äquators, daß ein junges Bäumchen aus dem natürlichen Verbreitungsgebiet der Art nur eine sehr unscharfe und oft ringsum nicht geschlossene Ringzeichnung aufwies, während ein dicker Ast eines großen Baumes im Buitenzorger botanischen Garten, Java, neben vielen scharfen, geschlossenen, also für die Koniferen typischen Ringen auch solche besaß, die stellenweise unscharf waren oder sich im Gewebe verloren. Demgegenüber haben die meisten Kiefern derselben Untergattung (*Diploxylon*) scharf markierte echte Jahresringe.

Was die Verwendung der Zuwachszonenverhältnisse in der Diagnostik der *Dadoxyla* betrifft, so gehen die Meinungen noch auseinander. Während nach GOTHAN (1905, p. 93) das Vorhandensein von „Jahresringen“ meist nur dann für die Bestimmung herangezogen werden kann, wenn schon andere Gründe eine Abtrennung als besondere „Art“ notwendig machen, ist FRENTZEN (1931 a, I, p. 61; vgl. TORREY 1923, p. 57) der Ansicht, daß die wenigen, echte Zuwachszonen besitzenden Hölzer des Paläozoikums als eigene „Arten“ behandelt werden sollten. Es lassen sich Gründe für beide Auffassungen anführen. Da aber solche „Arten“ stets künstlich bleiben müssen, finde ich es mit FRENTZEN zweckmäßig, auch das Vorhandensein bzw. das Fehlen gut markierter Zuwachszonen als „spezifisch“ trennende Merkmale zu verwenden.

Endlich sei erwähnt, daß deutliche Zuwachszonen bei *Dadoxylon Brückneri* KRÄUSEL (KRÄUSEL 1928, p. 248) aus dem Keuper von Koburg in Franken nachgewiesen sind, also bei einem Holz, das wahrscheinlich zu *Glyptolepis* gehört hat (vgl. KRÄUSEL 1938, p. 36). Dieses Holz ist zwar geologisch weit jünger als *Walchiopremnon* und *Tylodendron*, beansprucht aber wegen der Frage der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den oberkarbonisch-unterpermischen „Walchien“ und den triassischen „Voltzien“ großes Interesse. Darauf wird im folgenden mehrfach zurückzukommen sein.

Die Tracheiden. — Der feinere Bau des Sekundärholzes bei den „Walchien“ entspricht demjenigen der paläozoischen Hölzer vom *Dadoxylon*-Typ und ist also durch die araukarioide Tüpfelung von langen, mehr oder weniger prosenchymatischen Tracheiden sowie durch das sporadische oder fehlende Holzparenchym und das Fehlen von Harzgängen gekennzeichnet. Wie auch BANNAN (1936, p. 42) neuerdings hervorgehoben hat, sind derartige harzganglose Gymnospermenhölzer unzweifelhaft geologisch älter als die mit Harzgängen oder -lücken ausgerüsteten. Bekanntlich war der dadoxylöide Sekundärholztyp im Paläozoikum weit verbreitet und trat schon im Oberdevon auf. Er gehört verschiedenen fossilen Gymnospermengruppen an, außer den Koniferen — „Walchien“ und Ullmannien (SOLMS-LAUBACH 1884, p. 10) — vorzugsweise den *Pityeae* und den *Cordaiten*. Araukarioide Tracheidentüpfelung hat auch das oben erwähnte, wahrscheinlich zu *Glyptolepis* gehörende Holz aus dem fränkischen Keuper, das unter dem Namen *Dadoxylon Brückneri* bekannt ist. In der Jetztzeit herrscht diese nur im Holz der Araucariaceen vor.

Soweit beobachtet werden konnte, treten Hoftüpfel bei den „Walchien“ ausschließlich in den Radialwänden der Tracheiden auf. Tangentialhoftüpfel kommen bei den paläozoischen *Dadoxyla* nur sporadisch vor, während sie bei den rezenten Araucariaceen nicht ganz selten sind (ECKHOLD 1921, p. 474; PATTON 1927, p. 6; WELCH 1928, p. 261; POOL 1929, pp. 496, 568). *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* besitzt ein- bis zweireihige Hoftüpfel in den radiären Tracheidenwandungen, welche aber von ihnen nur unvollständig bedeckt sind. H. POTONIÉ (1888, pp. 322, 326) fand bei *Tylodendron speciosum* gleichfalls vorzugsweise ein- bis zweireihige und nur selten dreireihige alternierende Tracheidenhoftüpfel in den Radialschliffen. Das von HOLDEN (1913, p. 246) untersuchte Material zeigte ein- bis zweireihig und alternierend angeordnete Hoftüpfel in den Radialwänden. Ferner sind diese Tüpfelreihen zusammenhängend und laufen offenbar von dem einen Ende der Tracheiden bis zum anderen. Eine Auflösung der Tüpfelreihen in Gruppen kommt nirgends vor.

In der Anordnung und Verteilung der Hoftüpfel in den radiären Tracheidenwandungen des Stammholzes ähneln die „Walchien“ sehr den heutigen Araukarien, die in der Regel ebenfalls zusammenhängende, ein- bis zweireihige, dann und wann auch dreireihige alternierende Hoftüpfel aufweisen. Zwar kommen bei den Araukarien Abweichungen von diesem Schema vor, da auch opponierte Hoftüpfel besonders im älteren Stammholz beobachtet worden sind, aber diese Anordnung tritt nur selten auf. Daß sie von den „Walchien“ noch ganz unbekannt ist, kann damit zusammenhängen, daß bisher nur sehr wenig zur Untersuchung geeignetes Material vorgelegen hat. POOL (1929, p. 598) ist übrigens der Meinung, daß weder der mehrreihigen Anordnung noch der Alternanz der Hoftüpfel ein allzu großer Wert bei der Charakterisierung des araukarioiden Holztypus zuerkannt werden sollte, da Einreihigkeit bei den Araukarien tatsächlich vorherrscht und außerdem opponierte Anordnung dann und wann tatsächlich vorkommt.

Im Gegensatz zu den „Walchien“ und den heutigen Araukarien weisen die durch vollständige Hoftüpfelbedeckung der radiären Tracheidenwandungen gekennzeichneten *Dadoxyla* des Paläozoikums ausgeprägte Mehrreihigkeit der Tüpfel auf. So weit es sich um Stammholz handelt, dürften hier vorzugsweise *Cordaiten* vorliegen. Bis zu sechs Reihen sind nach FRENTZEN (1931 a, I, p. 46) bei derartigen Hölzern nicht selten zu beobachten, jedoch überwiegt Zweireihigkeit. Eine scharfe Trennung der paläozoischen *Dadoxyla* auf Grund der Anzahl der Tüpfelreihen ist nicht möglich. Es kann statt dessen eine früh einsetzende allmähliche Reduktion der Tüpfelreihenanzahl wahrgenommen werden, so daß man schon bei den „Walchien“ aus dem Rotliegenden einen Bau vor sich hat, der von dem der heutigen Araukarien kaum zu unterscheiden ist.

In der Regel ist bei den heutigen Araucariaceen keine ausgeprägte Tendenz zu einer gruppenweisen Anordnung der Hoftüpfel in den radiären Tracheidenwandungen wahrzunehmen. Das gleiche gilt für die meisten paläozoischen *Dadoxyla* einschließlich der „Walchien“-Hölzer, obwohl es nicht ganz an Ausnahmen fehlt. So hat ARNOLD (1930, p. 32) ein paar Beispiele von schwach hervortretender Gruppenbildung erwähnt.

Ausgeprägt ist sie nur bei gewissen Arten der oberdevonischen Gattung *Callixylon* (ARNOLD loc. cit.). Bei ihnen enthalten aber die Gruppen zahlreiche Hoftüpfel (12—50) und sind daher weder mit denen gewisser rezenter Koniferen noch mit den ausnahmsweise bei paläozoischen *Dadoxyla* gefundenen direkt vergleichbar. Was dagegen die spärlichere Tüpfelung der Tangentialwandungen betrifft, so sind bei den heutigen Araukarien die Hoftüpfelreihen nur ausnahmsweise zusammenhängend.

Für den araukarioiden Typus der Tracheidentüpfelung ist ferner bezeichnend, daß die einzelnen Hoftüpfel dicht gedrängt aneinanderstoßen und sich dabei gegenseitig abplatten können. Wenn nur eine einzige Reihe vorhanden ist, sind die Hoftüpfel häufig oben und unten abgeflacht; wenn die Tracheidenwand zwei oder mehr miteinander alternierende Reihen enthält, trifft dies für alle Flächen zu, durch welche die Tüpfel in Kontakt miteinander liegen. In dieser Weise können die Hoftüpfel sogar hexagonale Form erhalten. Nach POOL (1929, p. 598) ist eben die Art und Weise, in der der Kontakt zwischen benachbarten Hoftüpfeln herbeigeführt ist, die besonders charakteristische Erscheinung der araukarioiden Tüpfelung. Die Pektinringe verschmelzen schon früh an den Kontaktflächen, wodurch die Tüpfel nur bei der geraden gemeinsamen Partie ihrer Pektinringe voneinander getrennt werden. Im Zusammenhang mit der gedrängten Anordnung der Hoftüpfel in den Tracheiden des Sekundärholzes scheint der Umstand zu stehen, daß sog. Crassulae (früher SANIO'sche Streifen genannt; vgl. z. B. RECORD 1934, p. 25), d. h. die die Primordiale Tüpfelflächen begrenzenden und von gehäufte Interzellulärsubstanz gebildeten Querleisten, im Gegensatz zu den bei allen rezenten Koniferen mit Ausnahme von den Araucariaceen vorherrschenden Verhältnissen nicht persistieren können und also in den fertigen Tracheiden stets fehlen. Es ist aber zu bemerken, daß sie auch dann abwesend sind, wenn — wie es dann und wann vorkommt — die Hoftüpfel nicht aneinanderstoßen.

Die „Walchien“ stimmen nun in der Form und der meist gedrängten Stellung der Hoftüpfel genau mit den Araukarien überein. Auch bei ihnen sind die Tüpfel also an den Kontaktflächen meist mehr oder weniger deutlich abgeflacht und zeigen dort verschmolzene Partien der Pektinringe. Crassulae fehlen. Ganz dieselben Merkmale hat aber auch das Sekundärholz der übrigen paläozoischen, zum Teil zu den Cordaiten gehörigen *Dadoxyla* aufzuweisen.

Die Tüpfel sind außerdem im Sekundärholz sämtlicher *Dadoxyla* etwa ebenso breit wie hoch. FRENTZEN (1931 a, I, p. 41) bemerkt aber, daß ihre Höhe nicht absolut konstant ist, sondern bei gleichem Holz innerhalb engerer oder weiterer Grenzen schwankt. Das von *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* vorliegende Material ist zwar nicht genügend gut erhalten, um die Variationsbreite exakt zu bestimmen. Die gefundenen Zahlen, 0,009—0,015 (meist 0,013—0,014), stimmen jedoch recht gut mit den entsprechenden, von FRENTZEN (loc. cit., p. 43) für mehrere *Dadoxyla* festgestellten überein. Die von mir gefundene Variationsbreite beträgt 0,006 mm. Bei den paläozoischen *Dadoxyla* übersteigt nach FRENTZEN die Höhe der Tracheidenhftüpfel nur ausnahmsweise 0,019 mm. Sie scheint bei *Walchiopremnon* durchschnittlich etwa ebenso groß wie bei den älteren Stämmen der heutigen Araukarien zu sein, für welche POOL (1929, p. 506) die Zahlen 0,012—0,015 mm angegeben hat.

Die Pori der Hoftüpfel sind bei *Walchiopremnon* schlecht erhalten. Nur die rundliche Umrissform der inneren Öffnung tritt in den Schliffen hervor. Nach FRENTZEN (loc. cit., p. 49) soll die äußere Öffnung der Pori bei *Dadoxylon* im allgemeinen schmal-elliptisch, schräg-gestellt und sich mit der entsprechenden Öffnung der Pori der Gegentüpfel kreuzend gewesen sein. Dies dürfte meist auch für die rezenten Araukarien gelten.

Obwohl es nicht schwierig ist, typisches Stammholz der rezenten Araucariaceen von dem der übrigen gleichaltrigen Koniferen zu unterscheiden, und es auch keinem Zweifel unterliegt, daß das Stammholz der paläozoischen Koniferen, soweit bisher bekannt, dem der Araucariaceen im Bau entspricht, so soll das Vorkommen alternierender Hoftüpfelanordnung innerhalb ganz anderer Koniferengruppen doch nicht übersehen



werden. Diese Fälle stellen nämlich offenbar keine zufälligen und mehr oder weniger anomalen Erscheinungen dar, sondern fallen innerhalb der normalen Variabilität des Tracheidenbaues bei gewissen rezenten Pinaceen (*Cedrus* und *Keteleeria* nach BAILEY 1933, p. 147; *Pinus Merkusii* nach GROOM u. RUSHTON 1911, p. 469) und Taxodiaceen (*Sequoia* nach BAILEY u. FAULL 1934, p. 238). Obwohl die Tracheidentüpfelung bei *Sequoia sempervirens* im allgemeinen opponiert ist, geht sie nach den zuletztgenannten Autoren bisweilen in eine alternierende und dicht gedrängte Anordnung über, wobei auch die sonst vorhandenen Primordialtüpfelfelder und Crassulae verschwinden. Derartige Befunde haben folgende wichtige Feststellungen BAILEY's (1933, p. 146) veranlaßt:

„... The distinctions between the two contrasted types of tracheary pitting (d. h. der araukarioiden und der abietoiden Tracheidentüpfelung) are not as infallible diagnostic criteria as has commonly been hypothesized. They cannot be relied upon in dealing with the zone of transitional tracheides — i. e., metaxylem and first formed secondary tracheides — since mixed types of pitting occur in such regions and since ... the primary wood of the *Coniferae* is of a singularly modified and extremely specialized type. POOL and others have called attention to the fact that separate and circular pits may occur in the secondary xylem of Araucarians. Contiguous and more or less flattened pits are of not infrequent occurrence in mature wood of other representatives of the *Coniferae*. Even the occasional occurrence of alternate pitting is not considered by SEWARD to be an infallible criterion of Araucarian affinity. It is evident, accordingly, that the distinctions between Araucarian and Pinaceous types of tracheary pitting are quantitative rather than qualitative.“

Die sekundären Markstrahlen (= Xylemstrahlen, vgl. EAMES u. MAC DANIELS 1925, p. 162). — Bei den „Walchien“ gehören die Markstrahlen zum primitiven Gymnospermentypus, der durch rein parenchymatischen Aufbau ohne Markstrahltracheiden gekennzeichnet ist. Darin stimmen diese Gymnospermen mit den übrigen paläozoischen Dadoxyla einschließlich der Cordaiten, aber mit Ausnahme von *Callixylon* (ARNOLD 1930, p. 33), sowie im großen ganzen mit den lebenden Araucariaceen überein. Nach THOMSON (1913, p. 28) sollen die als Markstrahltracheiden bezeichneten Gebilde nicht nur bei den *Cordaitales*, sondern auch bei den Araucariaceen gänzlich fehlen. POOL (1929, p. 616) fand aber, daß Tracheidenzellen mit dicken und behöft Tüpfel enthaltenden Wänden ausnahmsweise bei *Araucaria* vorkommen, und zwar besonders in der Nähe der Blattspuren. BANNAN (1934, p. 268) hat dann bestätigt, daß typische Markstrahltracheiden sporadisch im Stammholz der rezenten Araucariaceen anzutreffen sind. Er fand sie jedoch im Gegensatz zu POOL ausschließlich dort, wo die Markstrahlen ihren Ursprung genommen hatten, und niemals in den zentralen Zellreihen alter Markstrahlen. Dagegen konnte er das zufällige Vorhandensein dickwandiger Parenchymzellen in sowohl neuen als auch alten Markstrahlen feststellen. Man dürfte aus all dem annehmen können, daß die Araucariaceen zwar eine gewisse Variabilität im Bau der Markstrahlen des Stammholzes aufweisen, aber mit den paläozoischen Cordaiten und „Walchien“ darin übereinstimmen, daß die Markstrahlen in der Regel aus lauter dünnwandigen Parenchymzellen bestehen und daß dies stets für den größten Teil ihrer Länge gilt.

Bei *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* sind die Markstrahlen des Sekundärholzes überwiegend einreihig und nur zu 10% in 1—2 (—4?) Stockwerken opponiert zweireihig. Rein zweireihige Markstrahlen kommen nicht vor. Im Holz von *Tylodendron speciosum* (H. PORONIÉ 1888, p. 327; HOLDEN 1913, p. 246) sind sie ebenfalls meist nur einreihig und nur selten streckenweise in ein bis drei Stockwerken auch zweireihig. Demgegenüber weisen gewisse Dadoxyla eine etwas größere Neigung zur Mehrreihigkeit der Markstrahlen auf. Mit der Dreireihigkeit ist die Grenze jedoch erreicht. Bei einigen paläozoischen Formen tritt nach FRENTZEN (1931a, I, p. 53) die Zweireihigkeit als hervorstechende Eigenschaft auf. Allerdings sind auch bei ihnen fast immer auch einreihige Markstrahlen in wechselnder Frequenz vorhanden. Nach demselben Autor sind Dadoxyla mit nur einreihigen Markstrahlen relativ selten; meist kommen neben den einreihigen auch solche vor, die wenige, meist 1—3, seltener 4 oder 5 Zellen hoch zweireihig sind. Mit ihnen stimmen

nicht nur die „Walchien“, sondern außerdem die lebenden Araucariaceen nahe überein, welche letztere überwiegend einreihige Markstrahlen besitzen. Nach POOL (1929, p. 612) sind daneben auch bei ihnen nicht selten teilweise zweireihige Markstrahlen anzutreffen, bei denen also im Tangentialschnitt durch das Holz eine bis wenige Zellen horizontal verdoppelt sind. Die Markstrahlen werden in keiner der genannten Gymnospermen-Gruppen durch diese partielle Zweireihigkeit wesentlich verbreitert. Überall sind die Marginalzellen bei ihnen etwa ebenso hoch wie die mittleren Zellen. Nach FRENTZEN (1931 a, I, p. 56) ist die Durchschnittshöhe der Markstrahlzellen bei den paläozoischen *Dadoxyla* wenig größer als bei den lebenden Araukarien. Die Querschnittsform dieser Zellen unterliegt etwas größeren Schwankungen im fossilen Material. So sind sie z. B. bei *Walchiopremnon* quadratisch bis hochrechteckig, während bei den Araukarien entsprechende Unterschiede zu fehlen scheinen.

Bei den Koniferen schwankt nach BANNAN (1937, p. 717) u. a. die Höhe oder Stöckigkeit der Markstrahlen in verschiedenen Partien des älteren Stammholzes und bei verschiedenen Bäumen, und zwar je nach der Weite der Zuwachszonen und dem Abstand vom Mark (vgl. ESSNER 1883, p. 3), ja sogar in verschiedenen Partien derselben Zuwachszone (BAILEY u. FAULL 1934, p. 240). Bei *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* habe ich 1—68 Zellen hohe Markstrahlen gefunden; meist sind sie jedoch 2—8 Stock hoch. H. POTONÉ (1888, p. 327) fand bei *Tylodendron speciosum* über 20-stöckige Markstrahlen, doch sind sie meist niedriger (vgl. HOLDEN 1913, p. 246). Nach GOTHAN (1905, p. 30) sind die fossilen *Dadoxyla* durch hohe, 30—50-stöckige Markstrahlen gekennzeichnet, während diese bei den rezenten Araucariaceen niedriger, häufig 7- oder in älterem Holz bis 10-stöckig, aber selten über 15-stöckig sein sollen (vgl. HOLDEN 1913, p. 246). Demgegenüber hebt POOL (1929, p. 612) hervor, daß in älteren *Araucaria*-Stämmen bis 38-stöckige Markstrahlen tatsächlich nicht selten sind und daß die niedrigeren, von GOTHAN gefundenen Zahlen wahrscheinlich jüngeren Holzkörpern entstammen. Obwohl diese Einwendung zum Teil berechtigt erscheint, steht es trotzdem fest, daß die Stöckigkeit der Markstrahlen bei mehreren paläozoischen *Dadoxyla*, einschließlich *Walchiopremnon*, variabler ist als bei den rezenten Araucariaceen.

Die Kreuzungsfeldtüpfelung ist bei *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* nicht erhalten. Dagegen hat H. POTONÉ (1888, p. 327) in bezug auf ein zu *Tylodendron speciosum* gehörendes Stammholz feststellen können, daß die Kreuzungsfeldtüpfel mit spaltenförmigem Porus versehen und schräg gestellt sind und daß sie horizontal zu zweien je Kreuzungsfeld nebeneinanderliegen. Bei den lebenden Araukarien finden wir auf jedem Kreuzungsfeld derartige einseitig behöftete Tüpfel in einer Gruppe angeordnet, die nach POOL (1929, p. 496) in der Regel aus zwei oder mehr vertikalen Reihen besteht, während das ältere Stammholz von *Agathis* nach demselben Autor häufig nur eine einzige horizontale Reihe von 1—3 Tüpfeln je Kreuzungsfeld besitzt und also an die bei *Tylodendron* beobachteten Verhältnisse erinnert. Die paläozoischen *Dadoxyla* zerfallen in dieser Hinsicht nach GOTHAN (1905, p. 36) und FRENTZEN (1931 a, I, p. 59) in zwei Gruppen, von denen die eine auffällig wenige und dann meist in der Mitte des Kreuzungsfeldes stehende Tüpfel besitzt, während bei den Angehörigen der anderen Gruppe die Tüpfel in größerer Zahl und dann meist in 2—3 Reihen je Kreuzungsfeld, also wie bei den heutigen Araukarien stehen. Von Interesse ist, daß zu jener Gruppe außer *Tylodendron speciosum* auch diejenigen *Dadoxylon*-Arten, *D. saxonicum* und *D. Schrollianum*, gehören, die wahrscheinlich Hölzer von „Walchien“ darstellen (vgl. S. 294). Es dürfte daher anzunehmen sein, daß diese paläozoischen Koniferen sich von den habituell an sie so stark erinnernden lebenden Araukarien in der Kreuzungsfeldtüpfelung durchgehends unterschieden haben.

Die oben erwähnte *Dadoxylon*-Art aus dem Keuper von Koburg, *D. Brückneri*, besitzt nach KRÄUSEL (1928, p. 248) niedrige, einreihige Markstrahlen, bei denen die Kreuzungsfeldtüpfelung nirgends mehr erkennbar ist.

Was endlich die Frequenz der Markstrahlen betrifft, so schwankt sie bekanntlich bei Koniferenhölzern in verschiedenen Höhen und in verschiedenen Zuwachszonen des Stammquerschnittes und besitzt daher keine diagnostische Bedeutung.

### Bau des Markes.

Wie aus der speziellen Darstellung (S. 277, 279) hervorgeht, besitzt *Walchiopremnon* (*Lebachia?*) *valdajolense* ein relativ weites, unregelmäßig gefächertes Mark, das vorzugsweise aus ziemlich großen, rundlich-polygonalen Parenchymzellen mit dünnen, ungetüpfelten Wänden aufgebaut ist. Die Hohlräume sind offenbar durch mechanische Zerstörung des Markgewebes, d. h. protogen (vgl. NETOLITZKY 1935, p. 110) entstanden, was auf dessen Unfähigkeit, mit dem Wachstum des Holzkörpers gleichen Schritt zu halten, zurückzuführen ist. Die Zerklüftung des Markgewebes erfolgte durch schizogene Trennung der Zellen. Die Querplatten des Markes schließen aber außerdem zahlreiche besondere Gewebepartien ein, an deren Rändern die Parenchymzellen meist größer als sonst und in der Längsrichtung des Stammes ein wenig verlängert sind. Bisweilen ist der Zwischenraum zwischen zwei benachbarten, übereinandergelegenen Partien durch eine einzige Schicht stärker verlängerter Markzellen ausgefüllt. Die betreffenden Gewebepartien enthalten meist ausschließlich kohlige, stark zerstörte Reste von Zellen, nur hier und da sind noch einige unversehrt geblieben, die dann stets von demselben Typus sind wie die gewöhnlichen Markparenchymzellen. Ich habe schon die Vermutung ausgesprochen, daß es sich um Gruppen von Sekretzellen, oder nach der von SPERLICH (1939, p. 1) befürworteten Terminologie um eine Art von Exkretionsgewebe gehandelt hat, das bei der Fossilisierung das Eindringen von Kieselsäure verhinderte und deshalb nicht erhalten geblieben ist. Aus Abb. 1, Taf. CLIX/CLX, ist ersichtlich, daß derartige Gewebepartien sowohl im zentralen Teil als auch in der Markscheide auftreten und daß sie in jeder Querplatte zahlreich sind. In der Regel sind sie im Stammlängsschnitt quergestreckt, aber in der Nähe der Peripherie sind — unter Beibehaltung derselben Höhe — auch kürzere Partien von Exkretionsgewebe zu beobachten.

Bei *Tylodendron speciosum* ist gleichfalls das weite Mark mehr oder weniger unregelmäßig von querliegenden Gewebeplatten gespalten und besteht aus großzelligen Parenchymzellen, deren Wände dünn und ungetüpfelt sind.

Außerdem zeigen bisweilen schon Achsenabdrücke von *Lebachia* und *Ernestiodendron*, daß das Mark bei diesen Koniferen fächerig war. Als Beispiele nenne ich *Lebachia Goeppertiana* (Taf. XLIX/L, Abb. 3), *L. laxifolia* (Taf. LV/LVI, Abb. 5 und 8, Taf. LIX/LX, Abb. 10 und 11) und *Ernestiodendron filiciforme* (Taf. CXIII/CXIV, Abb. 1 und 4).

Wie schon erwähnt (S. 280), findet sich ähnlich gebautes Mark bei *Dadoxylon Brückneri* aus dem Keuper von Koburg. Auch in diesem Falle sind offenbar zerstörte Partien von Exkretionsgewebe in den Markplatten vorhanden. Sie scheinen aber weniger zahlreich je Querplatte zu sein, wozu kommt, daß die angrenzenden Markparenchymzellen keine besondere Gestalt oder Richtung aufweisen und im Vergleich mit der Mehrheit der Markparenchymzellen eher kleiner als größer sind. Wie bei den „Walchien“ fehlen auch einzelne Sklerenchymzellen gänzlich. Gruppen von Markzellen, die dem Exkretionsgewebe von *Walchiopremnon* entsprechen dürften, sind zwar von RENAULT (1896 b, p. 368) in unterpermischen Stämmen vom *Dadoxylon*-Typ („*Cedroxylon*“ *varollense* RENAULT et ROCHE; vgl. KRÄUSEL 1919, p. 195) bei Autun in Zentral-Frankreich nachgewiesen und als harzführend bezeichnet, aber in diesem Falle war das Mark nicht gefächert. Außerdem hat SOLMS-LAUBACH (1884, p. 10) umschriebene Gruppen von Markzellen mit reichlichem braunen Inhalt in den vegetativen Achsen letzter Ordnung der oberpermischen Koniferengattung *Ullmannia* gefunden, die



jedoch, wahrscheinlich irrtümlich, als Steinzellen gedeutet wurden. Das Mark dürfte auch hier nicht-gefächert sein.

Markfächerung kommt außer bei „Walchien“ und *Dadoxylon Brückneri* vor allem bei paläozoischen Cordaiten, mesozoischen sog. Protopinaceen und gewissen rezenten Pinaceen vor. Es hat sich aber gezeigt, daß hinter dieser Bezeichnung sich ganz verschiedene Bautypen verbergen, was für die Diskussion über die Verwandtschaftsverhältnisse der betreffenden Gruppen nicht bedeutungslos ist. Nebenbei sei bemerkt, daß die bei gewissen rezenten Pinaceen an den Grenzen der Jahrestriebe vorhandenen Marklücken und Knotendiaphragmen besondere Gebilde darstellen, die in diesem Zusammenhang außer Acht gelassen werden (vgl. JAHN 1894, p. 355, und LEWIS u. DOWDING 1924, p. 217).

Der Markkörper der Cordaiten wurde zuerst von WILLIAMSON (1851, p. 344) gründlicher untersucht und richtig gedeutet. Das weite gefächerte Mark weicht von dem von *Walchiopremnon* nicht nur durch das Fehlen von größeren Exkretionsgewebekomplexen, sondern auch dadurch ab, daß nur sein zentraler Teil quergestellte, parenchymatische, mit protogen entstandenen Hohlräumen abwechselnde Markplatten aufweist. Die an das Primärholz grenzende, weit dünnere periphere Markzone blieb zusammenhängend und besteht aus etwas dickwandigeren, aber immer noch ungetüpfelten Parenchymzellen (WILLIAMSON loc. cit., p. 349). Nach dem genannten Autor ist anzunehmen, daß der Bau des Markkörpers sowohl in Achsen verschiedenen Alters als auch bei verschiedenen Arten in bezug auf die Dichte der Querplatten variiert hat. Nach RENAULT (1879, p. 287) sind die Zellen im peripheren Teil des Markes meist höher als breit, während das umgekehrte Verhältnis für die zentrale gefächerte Partie zutrifft. Dort wurden sie offenbar im Zusammenhang mit dem wachsenden Durchmesser der Achse quergestreckt und zum Teil zerrissen.

In derselben Weise ist der Markkörper bei den Arten der zu den *Cordaitales* gehörenden Gattung *Mesoxylon* SCOTT et MASLEN in der Regel aufgebaut (MASLEN 1911, p. 391; SCOTT 1912, pp. 1013, 1018). Bisweilen kommt es bei *M. poroxyloides* SCOTT et MASLEN vor, daß die Markdiaphragmen ihrerseits sekundär gefächert sind. Der cordaitoide Markaufbau ist übrigens ausnahmsweise auch innerhalb der devonischen Pityaceen-Gattung *Callixylon* festgestellt worden (ARNOLD 1931, p. 213).

Während „Walchien“ und Cordaiten bezüglich des gefächerten Markes bis zu einem gewissen Grade einander ähnlich sind, weichen beide Gruppen scharf von den geologisch jüngeren Koniferen mit sog. diaphragmatischem Mark ab. Die rezenten Gattungen *Picea*, *Abies* und *Keteleeria* zeigen nach von WETTSTEIN (1890, p. 511), JEFFREY (1905, p. 9), TASSI (1906, p. 87), VOIGT (1917, p. 13), KUBART (1924, p. 275), STEINBÖCK (1926, pp. 13, 16), PILGER (1926, p. 282), BAILEY (1933, p. 152), SLYPER (1933, p. 500), NETOLITZKY (1935, p. 113) und PLAVŠIĆ (1936, p. 446) quer im Mark verlaufende Sklereidendiaphragmen, die mit unverdicktem Parenchym abwechseln. Die Sklereiden stellen verdickte, reich getüpfelte, plattenförmige Zellen dar. Nach von WETTSTEIN (loc. cit., p. 512) sind bei *Picea omorica* (PANČ.) WILLK. die an den Holzkörper anstoßenden Teile des Markes gleichfalls aus dickwandigen Elementen zusammengesetzt, welche einen sklerenchymatischen Beleg rings um das Mark bilden und sich in ziemlich regelmäßigen Abständen in die erwähnten Diaphragmen fortsetzen. Meist dürfte jedes von diesen das Mark nur unvollständig durchqueren. Bei *Abies magnifica* MURR. hat aber JEFFREY (loc. cit., Taf. 3, Abb. 21) vollständige Diaphragmen abgebildet. Nach ihm zeigt außerdem das zwischen ihnen vorhandene Parenchym die Tendenz, sich zu desorganisieren, wodurch Marklücken entstehen. Allem Anschein nach stellen sie hystero gene Hohlräume dar (vgl. NETOLITZKY, 1935, p. 111).

Zum *Abies*-Typus gehört ferner der Bau des Markes bei gewissen sog. Protopinaceen jungmesozoischen Alters. Besonders deutlich treten die Sklereidendiaphragmen in den Zweigen von *Araucariopitys americana* JEFFREY (JEFFREY 1907, p. 438) aus der Kreide von Staten Island im östlichen Nordamerika hervor, sind aber

auch in den Achsen von *Protopiceoxylon exstinctum* GOTHAN (GOTHAN 1910, p. 15) aus der unteren Kreide von Spitzbergen zu erkennen, obwohl sie dort kürzer sind und den Markraum nur zum Teil durchqueren. Die genannten Protopinaceen machen also hinsichtlich des Markaufbaues einen rezenten Eindruck. Die Markfächerung durch Ausbildung von Sklereidendiaphragmen ist bei ihnen und gewissen rezenten Pinaceen eigenartig und ganz verschieden von der bei den Cordaiten einerseits und den „Walchien“ und *Dadoxylon Brückneri* andererseits festgestellten Art der Fächerung. Jener Typus kann also nicht als Zeichen von Primitivität bei den betreffenden Koniferen aufgefaßt werden (vgl. JEFFREY 1905, p. 31).

Bei den rezenten Koniferen mit dadoxylodem Holz, den Araucariaceen, fehlen Markdiaphragmen. Dagegen hat *Araucaria* einzelne Steinzellen und *Agathis* sogar Sklerenchymnester, die jedoch niemals zu Querbändern entwickelt sind (JEFFREY 1912, p. 566). Außerdem sind die Markparenchymzellen bei ihnen oft tanninhaltig oder mit schleimigem Inhalt versehen (PILGER 1926, p. 251).

Der Markaufbau bei den „Walchien“ und *Dadoxylon Brückneri* zeigt endlich, daß man bei der Bestimmung von gefächerten Markkörpern altmesozoischen Alters vorsichtig sein muß. LIGNIER (1895, p. 17) hat das Vorkommen eines „cordaitoiden“ *Artisia*-Markes aus dem Lias von Sainte-Honorine-la-Guillaume (Orne) in Frankreich angegeben. Meines Erachtens kann aber dieser Fund keineswegs sicher als Zeichen von der Existenz mesozoischer Cordaiten aufgefaßt werden (vgl. auch FLORIN 1936 a, II, p. 47).

#### Die Rinde mit den Blattbasen.

Was die Rinde oder den außerhalb des Kambiums gelegenen Teil der Achsen betrifft (vgl. BÜSGEN 1917, p. 113, und RECORD 1934, p. 9, Note), so konnte er nur bei *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* untersucht werden. Wegen des schlechten Erhaltungszustandes der betreffenden Gewebe läßt sich aber auch hier keine eingehendere Untersuchung durchführen. Außerhalb einer dünnen, stark verzerrten Zone, die offenbar das Kambium und die jüngsten, gleichfalls in radialen Reihen angeordneten Elemente des sekundären Phloëms enthält, folgt auf dem Stammquerschnitt eine Zone von wechselnder Breite, die aus den älteren Elementen des sekundären Phloëms besteht. Diese ist an einzelnen besser erhaltenen Stellen mehr oder weniger deutlich geschichtet, indem ungefärbte oder gelbliche, wahrscheinlich aus 1—3 tangentialen Zellreihen bestehende Bänder mit einfachen tangentialen Reihen von Zellen abwechseln, welche letztere eine schwarz gefärbte Substanz enthalten. Nach außen hin ist das sekundäre Phloëm noch schlechter erhalten und die Schichtung seiner Elemente gänzlich zerstört. Die licht gefärbten Bänder dürften Siebröhren und vielleicht auch Parenchymzellen enthalten. Die mit schwarz gefärbtem Inhalt versehenen Zellen sind, wie der Längsschnitt zeigt, sehr langgestreckt und haben wenig verdickte Wände. Wie die Querwände dieser Zellen gerichtet sind, ist nicht festzustellen. Das sekundäre Phloëm enthält schließlich auch Markstrahlen, die einreihig sind und eine wechselnde Stöckigkeit aufweisen.

Von der primären Rinde sind nur kümmerliche Reste übrig geblieben, die zu stark zerstört sind, um nähere Angaben über ihren Bau zu ermöglichen. Nur soviel läßt sich sagen, daß das für *Cordaites* und *Mesoxylon* bezeichnende, sklerotische sog. *Dictyoxylon*-Gewebe hier gänzlich gefehlt hat.

Im Bau des sekundären Phloëms scheint *Walchiopremnon* dagegen eine gewisse Ähnlichkeit mit *Mesoxylon* gezeigt zu haben, da auch bei dieser Gattung lichter gefärbte Bänder von Siebröhren und Parenchymzellen mit tangentialen Reihen von langgestreckten, röhrenförmigen Zellen, die eine schwarz-gefärbte Substanz (Harz oder Tannin?) enthalten, abwechseln (MASLEN 1911, p. 389; SCOTT 1918, p. 450). Harzkanäle oder dergleichen fehlen in der Rinde bei beiden Gattungen gänzlich, ebenso wie bei der oberpermischen Koniferengattung *Ullmannia* (SOLMS-LAUBACH 1884, p. 10).

Im Gegensatz zu *Walchiopremnon* besitzen die rezenten Araukarien (BORGMAN 1879, p. 53; MOELLER 1882, p. 31; STRASBURGER 1891, p. 77) keine regelmäßig schichtenweise Anordnung der Elemente im sekundären Phloëm. Soweit sich aus einem einzigen Fall beurteilen läßt, waren daher die ältesten bekannten Koniferen in dieser Hinsicht den Pinaceen ähnlich. Ein eingehender Vergleich mit rezenten Koniferenrinden ist jedoch wegen des schlechten Erhaltungszustandes der *Walchiopremnon*-Rinde ausgeschlossen.

Wie im speziellen Teil (S. 280) schon geschildert wurde, kommt an der Stammoberfläche von *Walchiopremnon* etwas Periderm in den Rillen zwischen den Blattbasen vor. Vor allem ist aber Oberflächenperiderm an den Blattbasen selbst ausgebildet und hat die Epidermis ersetzt. Dieses Periderm zeigt überall dünnwandige und tafelförmige, d. h. in der Radialrichtung mehr oder weniger abgeflachte Korkzellen, die durchgehends in radialen Reihen angeordnet sind. Das Stammperiderm vereinigt sich mit dem Blattperiderm zu einer unregelmäßig um den Stamm verlaufenden Schicht, die im Zusammenhang mit der Persistenz der Blätter offenbar erst verhältnismäßig spät entwickelt wurde. Periderm ist außerdem an den im Stamm eingebetteten Astbasen gefunden worden. Bei *Walchiopremnon* blieben die Korkschichten aus dünnwandigen Parenchymzellen bestehen, enthielten also keine Steinzellen.

Von den Befunden an *Walchiopremnon* zu urteilen, haben die Korkschichten eines Stammes von etwa 10 cm Durchmesser nur noch ganz geringe Gewebemassen als feine Borkenschuppen abgeworfen. Ob eine mehr typische Borkenbildung überhaupt vorgekommen ist, ist zweifelhaft. Jedenfalls trat sie erst viel später in der Lebensgeschichte des Baumes auf. Den Blattfall bei den „Walchien“ habe ich schon im Kapitel über die Morphologie der Blätter behandelt.

## Die Laubblätter.

### Innerer Bau.

Wenn wir von dem wenigen, was über die Blattbasen von *Walchiopremnon* (*Lebachia*?) *valdajolense* schon mitgeteilt ist und von der unten zu behandelnden Blattepidermisstruktur absehen, so läßt uns das bisher von oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen vorliegende Material, was die Blattanatomie betrifft, vollständig im Stich. Vergeblich habe ich viele Jahre in Museen verschiedener Art nach hierzu geeignetem Material geforscht. Das Fehlschlagen dieser Bemühungen ist um so bedauerlicher, als dadurch ein Vergleich mit den Pityaceen (GORDON 1934—1935, p. 291) und Cordaiten sowohl als auch mit der oberpermischen Koniferengattung *Ullmannia* (SOLMS-LAUBACH 1884, p. 8) in bezug auf den inneren Bau der Blätter nicht möglich ist.

In diesem Zusammenhang ist aber die Tatsache interessant, daß die *Ullmannia*-Blätter nur ein kollaterales Leitbündel besitzen, obwohl sie recht breit sind. Ihre Epidermis zeigt an beiden Blattseiten wie bei *Ernestiodendron filiciforme* parallele Längsreihen von Spaltöffnungen statt Spaltöffnungsstreifen (vgl. GOTHAN u. NAGALHARD 1922, pp. 444, 446). Diese Umstände sprechen dafür, daß die schmälere Laubblätter von *Ernestiodendron* auch einaderig waren, was ich schon aus anderen Gründen angenommen habe.

Gewisse *Ullmannia*-Blätter zeichnen sich sonst durch die kräftige Entwicklung des Transfusionsgewebes zu beiden Seiten des Leitbündels und durch das Vorhandensein von parallelen hypodermalen Stereomsträngen aus, welche letztere zwischen den Spaltöffnungsreihen auftreten und sowohl in Ausbildung als auch in Verteilung an die entsprechenden Stränge gewisser Cordaitenblätter erinnern. Da derartige Sklerenchymstränge nicht selten an inkohlten Blattabdrücken eine Längsstreifung verursachen, liegt es nahe zu vermuten, daß z. B. die in Abb. 21, Taf. CLXIII/CLXIV, bei einem Gabelblatt von *Lecrosia Gouldii* zu beobachtende Streifung der Blattfläche einen ähnlichen Grund hat. Im Grad der Ausbildung des hypodermalen Sklerenchyms können die



ältesten Koniferen etwa in ähnlicher Weise wie die *Cordaitales* und *Ullmannia*-Arten variiert haben, obwohl nichts Bestimmtes darüber bekannt ist.

Beiläufig sei hier an einen eigentümlichen, von SCOTT (1930, p. 333) beschriebenen, beblätterten Sproß aus den Lower-Coal-Measures von Lancashire, England, erinnert, der *Cladites bracteatus* SCOTT genannt und als entweder mit den *Cordaitales* oder auch mit den paläozoischen Koniferen verwandt betrachtet wurde. Meines Erachtens kann über seine systematische Stellung nur gesagt werden, daß es sich um einen Gymnospermenrest handelt. Die Blattspurverhältnisse stehen aber unter den paläozoischen Gymnospermen, wie SCOTT (loc. cit., p. 344) bemerkt, ganz vereinzelt da, und in der Blattanatomie ist weder mit den Cordaiten noch mit der einzigen in dieser Hinsicht eingehender bekannten paläozoischen Koniferengattung, *Ullmannia*, irgendwelche Ähnlichkeit vorhanden. Das mediane Blattbündel von *Cladites* (SCOTT loc. cit., p. 339) erinnert zwar in hohem Grade an die Blattspurstränge von *Pitys* in ihrem Verlauf durch die Rinde (GORDON 1934—1935, p. 289), in anderer Hinsicht aber weicht auch diese Gattung von *Cladites* deutlich ab.

#### Epidermisstruktur.

Während also der innere Bau der Laubblätter bei den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen noch fast völlig unbekannt ist, sind wir nunmehr über ihre Epidermisstruktur recht gut unterrichtet. Das hängt mit der außerordentlich großen Resistenz der kutinisierten Außenschichten der Blätter in inkohlttem Material zusammen, die in zahlreichen Fällen eine eingehende mikroskopische Untersuchung der Epidermis ermöglicht hat. Die ältesten Koniferen waren zuvor auch in dieser Hinsicht fast völlig unerforscht. Jetzt kennen wir aber die Epidermisstruktur der Laubblätter an den Seitenzweigen letzter Ordnung mehr oder weniger vollständig bei nicht weniger als 14 *Lebachia*-Arten nebst *Ernestiodendron filiciforme* (mit var. *gracile*), *Paranocladus Dusenii* und *Buriadia heterophylla*.

Die sog. Blattkutikulen zeigen eine Reihe struktureller Eigentümlichkeiten, welche, wie JURASKY (1934 bis 1935, I, p. 392) bemerkt, einerseits durch die morphologischen Verhältnisse der Epidermis hervorgebracht und bedingt werden, andererseits in der spezifischen Eigenart der Kutikula selbst begründet sind. JURASKY unterscheidet demnach epikutikuläre und idiokutikuläre Strukturen. Jene widerspiegeln den anatomischen Aufbau der Epidermis, so weit er an deren Oberfläche zum Ausdruck kommt, und umfaßt epidermale Umrißfiguren, Spaltöffnungsapparate, Trichome, Tüpfelung der Zellwände u. dgl., während die idiokutikulären Strukturen — körnige oder warzige Oberfläche, Kutikularfalten u. dgl. — weitgehende Unabhängigkeit von der Gestaltung der Epidermis zeigen und morphologisch mehr oder weniger Eigengebilde der Kutikula darstellen. Da auffallende Strukturen der letztgenannten Art bei den Koniferen im allgemeinen und auch bei den ältesten Formen fehlen, spreche ich in der vorliegenden wie in meinen früheren entsprechenden Arbeiten durchwegs von Epidermisstruktur, womit also in jedem Falle die Gesamtheit der epikutikulären Strukturen im Sinne von JURASKY gemeint ist.

Wie ich selbst (FLORIN 1931), JURASKY (loc. cit.) u. a. hervorgehoben haben, bezweckt die Untersuchung der kutinisierten Außenschichten der Gymnospermen-Laubblätter nicht nur eine durch reine Deskription der Epidermis vervollständigte Kenntnis dieser Blätter. Vielmehr ist das vergleichende Studium der Epidermisstruktur ein wichtiges Hilfsmittel zur exakten Bestimmung der betreffenden fossilen Formen, ferner zur Aufklärung ihrer Verwandtschaftsverhältnisse, sowie ihrer systematischen Stellung und Gliederung. Wie auch JURASKY schreibt, erweitert die Kutikularuntersuchung durch Hinzufügen eines neuen, von den äußeren Formen und ihrer Erhaltung weitgehend unabhängigen Merkmalskomplexes den Kreis der für die Bearbeitung erfaßbaren

Pflanzenreste, wodurch die Bestimmungen gesicherter sind und die wissenschaftliche Bedeutung des inkohlten Materials an fossilen Pflanzenresten erhöht wird. Von Interesse ist in diesem Zusammenhang, daß die oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen dank neuerer Untersuchungen sowohl mit den Cordaiten als auch mit den oberpermischen und gewissen triassischen Koniferen in bezug auf die Epidermisstruktur der Laubblätter verglichen werden können.

In meiner Abhandlung vom Jahre 1931 wurde zum ersten Male eine Grundlage für die Bearbeitung von fossilem inkohlten, vegetativen Material der *Coniferales* und *Taxales* durch eine monographische Behandlung der Epidermisstruktur der rezenten Vertreter der Klassen geschaffen. Da die dabei erzielten Ergebnisse über die Verwendbarkeit der Epidermisstruktur bei der Auswertung des von den ältesten Koniferen vorliegenden Untersuchungsmaterials eine große Rolle spielen, seien einige der wichtigsten von ihnen hier kurz rekapituliert.

Folgende Merkmale kommen in Frage:

Form, Größe und Anordnung der Epidermiszellen auf der Unter- und Oberseite der Laubblätter; Dicke, Perforation und sonstige Beschaffenheit der Außen- und Antiklinalwände;

Verteilung und Dichte der Spaltöffnungsapparate;

Orientierung ihrer Spalten im Verhältnis zur Längsrichtung der Blätter;

Bau der Spaltöffnungsapparate: Form, Größe, Anzahl und Anordnung der Nachbarzellen sowie Dicke, Perforation und sonstige Beschaffenheit der Außen- und Antiklinalwände der letzteren; Grad der Einsenkung der Schließzellen; Form der äußeren Atemhöhle;

Vorhandensein bzw. Fehlen von Haaren, Randzähnen, Papillen, Kristallen und dergleichen.

Meine Untersuchung über die Variabilität der Blattepidermisstruktur innerhalb des Koniferen-Individuums (FLORIN 1931, p. 142 ff.) führte zur Aufstellung nachstehender Sätze:

„Die Epidermisstruktur der ausgewachsenen Blätter zeigt im allgemeinen habituelle Übereinstimmung innerhalb des Individuums. Diese Übereinstimmung ist um so größer, je einheitlicher die Blätter in ihrer Form, Größe, Lage und Richtung sind.

Entwicklungsmodus und fertiger Bau der Spaltöffnungsapparate sind in ihren Hauptzügen von Form, Größe, Lage und Richtung der Blätter unabhängig: sie stellen daher die am meisten charakteristischen Züge der Epidermis dar.

Die fertig ausgebildeten Spaltöffnungsapparate der Blätter eines Individuums oder eines jeden Blattes desselben Individuums sind aber mit Rücksicht auf Anzahl und Form der Neben- und Kranzzellen (wenn vorhanden) nicht ganz identisch gebaut. Die individuelle Veränderlichkeit der Oberflächenbilder ist als zufällige Gestaltung eines Typus aufzufassen, die von der innerhalb gewisser Grenzen wechselnden Anordnung der benachbarten Epidermiszellen abhängig ist.

Die übrigen Epidermismerkmale variieren innerhalb gewisser Grenzen vorzugsweise im Zusammenhang mit Veränderungen in Form, Größe, Lage und Richtung der Blätter.

Die die Epidermis eines gewissen Blattes bezeichnenden Merkmale werden bei all denjenigen Blättern desselben Individuums wiedergefunden, die dieselbe Form, Größe, Lage und Richtung aufzuweisen haben. Die Form, Größe, Lage, Richtung und Epidermisstruktur des Blattes bilden daher einen Merkmalskomplex, der in bestimmter und für das Individuum charakteristischer Weise variiert.

Die Epidermisstruktur ist im allgemeinen, ausgenommen bei Schuppenblättern, in der mittleren Partie des Blattes bzw. der Spaltöffnungsstreifen ... wegen der hier vorhandenen günstigeren Raumverhältnisse am charakteristischsten ausgebildet. Zu Vergleichszwecken kommen daher Spitze und Basis erst in zweiter Linie in Betracht.“

Die Frage, ob äußere Wachstumsbedingungen Unterschiede in der Blattepidermisstruktur desselben Individuums hervorrufen können, wurde dann nach eingehender Erörterung beantwortet (p. 194):

„Die Blätter der Koniferen sind hinsichtlich ihrer Epidermisstruktur von den Außenbedingungen in hohem Grade unabhängig. Unter bestimmten inneren Bedingungen entstehen unabhängig von den Außeneinflüssen bestimmte Merkmale, lediglich nach Maßgabe der spezifischen Organisation der Pflanze.

Bei Formen mit drehbarem stielartigen Grunde hängt die Richtung des Blattes im Verhältnis zur Achse und zum Lichte mit seinem anatomischen Bau (der Verteilung der Spaltöffnungsapparate) zusammen. Hypostomatische Blätter an orthotropen Sprossen sind horizontal gespreizt; amphistomatische Blätter sind gewöhnlich mehr oder weniger schief gerichtet; epistomatische endlich stehen aufrecht und sind der Achse mehr oder weniger angedrückt. An plagiotropen Seitensprossen treten besonders bei Formen mit hypostomatischen bzw. epistomatischen Blättern meistens Drehungen und Krümmungen ein, um die spaltöffnungsfreie Blattseite dem Lichte zuzukehren. Wenn dies bei hypo- bzw. epistomatischen Formen nicht möglich ist, wird das Blatt in seiner Entwicklung gehemmt ..., oder die Zweige hängen herab ....

Bei Formen mit nicht drehbaren Blättern können diese epistomatisch, amphistomatisch sowohl als auch, obwohl selten, hypostomatisch sein. ... Die Verteilung der Spaltöffnungsapparate wird demnach auch bei solchen Blättern wenig oder gar nicht von den Lichtverhältnissen beeinflusst.

Die Außenbedingungen können zwar indirekt, wohl infolge von Ernährungsstörungen, die von den ersteren verursacht werden, das Wiederauftreten von früheren ontogenetischen Stadien in der Blatt- und Epidermisentwicklung hervorrufen. Die Oberflächenstruktur der Epidermis (in Kutikularpräparaten) wird aber dadurch in den meisten Fällen nur quantitativ, und zwar verhältnismäßig wenig (vorzugsweise hinsichtlich der Dicke der Außenwände, der Größe der Zellen und der Zahl der Spaltöffnungen je Flächeneinheit) beeinflusst. Neuartige Strukturen entstehen nicht.

Bei gewissen Cupressaceen übt das Licht bei Blättern der dorsiventralen Seitenzweige eine hemmende Wirkung auf die Verteilung der Spaltöffnungen bis auf vollständige Unterdrückung von ganzen Spaltöffnungsgruppen oder -feldern mit ihrem besonderen histologischen Aufbau aus. Es können aber keine solchen Spaltöffnungsgruppen an Stellen entwickelt werden, die in der Organisation des Blattes nicht vorgezeichnet sind. Also wiederum keine Entstehung neuer Strukturen, keine Verlagerungen von Epidermisbezirken.

In dem untersuchten Falle von Entfaltungsdrehung bei Blättern wird die Epidermisstruktur von den Lichtverhältnissen nicht merkbar beeinflusst. Die Ausbildung des Assimilationsgewebes ist in weit höherem Grade von ihnen abhängig als die Flächenstruktur der Epidermis.“

Obwohl sich nicht leugnen läßt, daß die Größe der Epidermiszellen ein erblich bedingtes Merkmal darstellt (vgl. FLORIN 1931, p. 197) und an homologen Teilen einen bestimmten, nicht nur für das Individuum, sondern auch für die Art oder Individuengruppe charakteristischen Durchschnittswert zeigt (LINSBAUER 1930, p. 6), spielen jedoch Bestimmungen von Zellgröße, Frequenz der Trichome, Spaltöffnungen usw. und Spaltöffnungsindex wegen ihrer Variabilität eine relativ untergeordnete Rolle bei der Untersuchung von Epidermisstrukturen zu systematischem Zwecke.

Was ferner die Variabilität der Blattepidermismerkmale innerhalb der einzelnen Arten der *Coniferales* und *Taxales* betrifft, so hat es sich gezeigt, daß diese nicht wesentlich größer ist als innerhalb des Individuums. Besonders konstant sind die Spaltöffnungsapparate. Etwas stärkere Unterschiede als bei dem einzelnen Individuum können z. B. hinsichtlich der Dicke der kutinisierten Außenschichten, der Papillosität, der durchschnittlichen Länge und Breite der Epidermiszellen, der Einsenkung der Schließzellen an den Spaltöffnungsapparaten, der Anzahl der Längsreihen von Stomata je Spaltöffnungsstreifen bzw. Blattseite, der durchschnittlichen Entfernung dieser Längsreihen voneinander sowie der Breite der Spaltöffnungsstreifen und der spaltöffnungsfreien Zonen auftreten. In ihren Grundzügen stimmen aber die Epidermismerkmale verschiedener Individuengruppen innerhalb der Art, auch wenn diese geographisch voneinander isoliert sind, auffallend überein.

Die monographische Untersuchung über die Variabilität der Epidermisstruktur der Laubblätter bzw. blattartigen Assimilationsorgane innerhalb der rezenten Gattungen (FLORIN 1931, p. 458) zeigte dagegen, daß sich nicht alle gleich oder ähnlich verhalten. Wenn man von den monotypischen Gattungen absieht, zeigen manche in ihrer äußeren Morphologie und Epidermisstruktur der Blätter sich auffallend einheitlich, während andere ziemlich variabel sind.

„Auch innerhalb anscheinend sehr natürlicher Gattungen ist aber eine gewisse Variabilität in den epidermalen Merkmalen festzustellen. Es kann sich dabei um Merkmale handeln, die kleineren Artengruppen gemeinsam sind, oder sie haben nur den



Wert von Artunterschieden. Solche Kennzeichen gibt es mehrere. Die Unterschiede treten aber keineswegs alle innerhalb jeder Gattung auf. Vielmehr verhalten sich die Gattungen etwas verschieden: bei einigen sind nur ganz wenige Merkmale überhaupt nennenswert variabel, bei anderen ist deren Anzahl größer. Letzteres trifft natürlich besonders für die größeren Gattungen zu. Epidermismerkmale dieser Art sind die folgenden:

- a) Kleinere Schwankungen in der Verteilung der Spaltöffnungsapparate auf Unter- und Oberseite der Blätter oder blattartigen Assimilationsorgane;
- b) Breite der Spaltöffnungsstreifen und Anzahl der in ihnen enthaltenen Längsreihen von Spaltöffnungsapparaten;
- c) Grad der Vereinigung der Spaltöffnungsstreifen im apikalen Teil des Blattes;
- d) durchschnittliche Anzahl der Nebenzellen (besonders der lateralen) der Spaltöffnungsapparate;
- e) Dichte und Orientierung der Spaltöffnungsapparate innerhalb der Spaltöffnungsstreifen oder -gruppen;
- f) Grad der Einsenkung der Schließzellen;
- g) Aussehen der lateralen Nebenzellen der Spaltöffnungsapparate im Querschnitt;
- h) Frequenz der äußeren Kranzzellen der Spaltöffnungsapparate;
- i) Größe und Anordnung der Epidermiszellen außerhalb der Spaltöffnungsstreifen;
- j) Vorkommen und Verteilung von papillös vorgewölbten Epidermiszellen;
- k) Grad der Rippung der Antiklinalwände;
- l) Vorkommen und Verteilung der größeren Kalziumoxalatkristalle;
- m) Beschaffenheit der Blattränder und -kanten;
- n) Dicke der kutinisierten Außenschichten.“

Was aber diejenigen Gattungen betrifft, die hinsichtlich der generativen Merkmale uneinheitlich sind, so liegen die Verhältnisse zum Teil anders, da innerhalb derselben jede außer solchen kleinen Differenzen, wie sie oben erwähnt wurden, auch mehr oder weniger beträchtliche Unterschiede in den Epidermismerkmalen zeigt, die parallel mit Unterschieden in den generativen Merkmalen auftreten.

Zusammenfassend habe ich mich (FLORIN loc. cit., p. 464) in diesem Zusammenhang folgendermaßen geäußert:

„Aus dem Angeführten geht hervor, daß der von der äußeren Morphologie und der Epidermisstruktur gebildete Merkmalskomplex bei den rezenten Koniferen systematisch von großer Bedeutung ist. Er zeigt ein Verhalten, das im auffallenden Grade mit demjenigen des von den generativen Merkmalen gebildeten Merkmalskomplexes übereinstimmt. Wenn dieser innerhalb einer Gattung keine wesentlichen Veränderungen erleidet, gilt dies in fast demselben Grade von jenem, und wenn der generative Komplex heterogen ist, so sind auch beträchtliche Differenzen in dem betreffenden vegetativen festzustellen. Dieser ist offenbar dazu gut geeignet, bei der Prüfung natürlicher Umgrenzungen der auf Grund von anderen, meistens generativen Merkmalen aufgestellten Gattungen, Untergattungen und Sektionen herangezogen zu werden. Er kann in vielen Fällen mit großem Vorteile zur Charakterisierung von solchen kleineren Artengruppen benutzt werden, die den Wert von Untergattungen, Sektionen und Subsektionen haben.“

Aus den dann folgenden Erörterungen über die äußere Morphologie und die Epidermisstruktur der Assimilationsorgane als Merkmalskomplex im Lichte der verwandtschaftlichen Beziehungen der rezenten Gattungen der *Coniferales* und *Taxales* konnte ich folgende für die Systematik wichtige Schlüsse ziehen (FLORIN loc. cit., p. 496):

„A. Der von der äußeren Morphologie und Epidermisstruktur mit besonderer Berücksichtigung des Baues der Spaltöffnungsapparate gebildete Merkmalskomplex ist wohl geeignet, für die Charakterisierung von natürlichen Artengruppen generischen Wertes in Anspruch genommen zu werden.

B. In diesem Merkmalskomplex widerspiegeln sich in gewissem Grade die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen, so daß nahe miteinander verwandte Gattungen eine mehr oder weniger übereinstimmende Morphologie und Epidermisstruktur besitzen, wobei dem Bau der Spaltöffnungsapparate eine größere systematische Bedeutung zuzuerkennen ist als irgend einem in der Epidermisstruktur enthaltenen anderen Merkmal.

Andererseits zeigen zwei nicht näher verwandte Gattungen eine mehr oder weniger stark differierende Blattform und besondere Epidermisstruktur der Folgeblätter.

C. Weder der betreffende Merkmalskomplex als Ganzes noch ein einzelnes darin enthaltenes Merkmal ist jedoch allein zur Charakterisierung von Unterfamilien oder Familien verwendbar. Dieser Nachteil wird aber von allen übrigen in Betracht kommenden morphologischen Merkmalskomplexen geteilt. Die Verwandtschaftsverhältnisse der in den Blattmerkmalen weiter voneinander differierenden Gattungen können höchstens nur nach Berücksichtigung mehrerer solcher Komplexe beurteilt werden, ja bieten auch dann oft genug wegen der isolierten Stellung der Typen fast unüberwindliche Schwierigkeiten. Unter den rezenten Koniferen haben wir es nämlich in vielen Fällen mit Endgliedern von Entwicklungsreihen zu tun, die seit langen Zeiträumen getrennt gelaufen sind.“

Die Spaltöffnungsapparate stellen die charakteristischsten Elemente der Blattepidermisstruktur dar und sind als eines der wichtigsten phyletischen Merkmale überhaupt zu bezeichnen. Ein Überblick über ihren Bau bei den gesamten rezenten und fossilen Gymnospermengruppen (FLORIN loc. cit., p. 515; vgl. FLORIN 1933 a, p. 19, und 1933 b, p. 14) hat gelehrt, daß entwicklungsgeschichtlich zwei Haupttypen von Spaltöffnungsapparaten zu unterscheiden sind:

1. ein ursprünglicher, als haplocheil zu bezeichnender Haupttypus, der dadurch charakterisiert ist, daß die Urmutterzelle unmittelbar als Schließzellmutterzelle fungiert und sich durch eine Längswand in zwei Schließzellen teilt; die lateralen Nebenzellen stellen benachbarte, mit der Schließzellmutterzelle gleichwertige, perigene Epidermiszellen dar und werden von solchen erzeugt;

2. ein fortgeschrittener, als syndetocheil zu bezeichnender Haupttypus, der dadurch ausgezeichnet ist, daß die Urmutterzelle normal sich zunächst zweimal teilt, die mittlere von den so entstandenen Zellen als Schließzellmutterzelle fungiert und durch das Auftreten einer Längswand in zwei Schließzellen zerlegt wird; die lateralen Nachbarzellen gehören somit entwicklungsgeschichtlich der Urmutterzelle an — sie sind mesogen — und fungieren entweder direkt als Nebenzellen, oder solche werden von ihnen durch je eine Längswand abgeschnitten.

Die Koniferen haben durchgehends haplocheile Spaltöffnungsapparate und folglich perigene Neben- und Kranzzellen. Innerhalb dieser Klasse kann man ferner folgende Typen von haplocheilen Spaltöffnungsapparaten unterscheiden (FLORIN 1931, p. 138):

den amphizyklischen Typus (oder den di- bis trizyklischen Typus), der dadurch charakterisiert ist, daß die perigenen Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates erst durch (ein- bis zweimalige) Teilung der Nachbarzellmutterzellen gebildet werden, und daß im fertigen Zustande zwei histologisch verschiedene Kategorien von Zellwirteln die Schließzellen umgeben; und

den monozyklischen Typus, der durch die stets eintretende direkte Umwandlung der Nachbarzellmutterzellen in Nebenzellen ausgezeichnet ist: die Schließzellen werden also hier von einem einzigen Wirtel von Nachbarzellen umgeben.

Innerhalb des amphizyklischen Typus kommen außerdem eine Anzahl von Varianten vor, die in einer der oben zitierten Arbeiten (FLORIN 1931, p. 40) näher angegeben sind.

Wir gehen so zur Charakterisierung der Blattepidermisstruktur bei den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen über und beschränken uns dabei hauptsächlich auf die in dieser Hinsicht am vollständigsten bekannten Laubblätter der Seitenzweige letzter Ordnung.

Wenn die Gesamtheit der Epidermismerkmale zusammen mit der äußeren Morphologie der betreffenden Laubblätter betrachtet werden, sind, soweit bisher bekannt, vier Gattungstypen zu unterscheiden, nämlich einerseits die *Lebachia*-, *Paranocladus*- und *Buriadia*-Typen, andererseits der *Ernestiodendron*-Typus.

Der *Lebachia*-Typus ist hinsichtlich der Blattepidermisstruktur in Kürze folgendermaßen zu charakterisieren (vgl. die vorliegende Arbeit S. 23):

„Blätter der Seitenzweige letzter Ordnung amphistomatisch. Blattunterseite mit zwei kurzen oder bis etwa halbwegs zur Spitze reichenden, weit voneinander getrennten, mehr oder weniger papillösen Spaltöffnungsgruppen oder -streifen, die aus mehr oder weniger unregelmäßig angeordneten, aber meist längsgerichteten Spaltöffnungsapparaten gebildet sind. Blattoberseite mit zwei von der Basis bis weit nach der Blattspitze zu reichenden, getrennt verlaufenden oder ausnahmsweise an der Spitze eine kurze Strecke vereinigten, mehr oder weniger papillösen Spaltöffnungsstreifen, die gleichfalls aus unregelmäßig angeordneten, aber meist längsgerichteten Spaltöffnungsapparaten bestehen. Blattrand meist mit kleinen, im basalen Teil des Blattes häufig haarähnlich ausgezogenen Zähnen, ausnahmsweise eben.

Spaltöffnungsapparate von haplocheilem Typus, monozyklisch oder unvollständig amphizyklisch. Anzahl der perigenen, meist mit je einer Kutikularpapille ausgerüsteten Nebenzellen 4—10, in der Regel zwei polar und die übrigen seitlich gestellt. Benachbarte Apparate nicht selten mit teilweise gemeinsamen Nebenzellen. Schließzellen eingesenkt und sehr schwach kutinisiert. Kutikularpapillen einzeln je Zelle außer in den Spaltöffnungsstreifen und -gruppen auch in wechselnder Verteilung und Frequenz auf der Oberseite auftretend (auf der Unterseite außerhalb der Spaltöffnungsgruppen selten). Einzellige Haare auf beiden Blattseiten vorhanden, auf der Unterseite meist reichlicher und dichter gestellt als auf der Oberseite. Epidermiszellen mit geraden und ebenen Antiklinalwänden.“

Die Epidermisstruktur der Laubblätter an den Seitenzweigen letzter Ordnung von *Lebachia* bildet einen gut ausgeprägten, im großen ganzen sehr einheitlichen Merkmalskomplex. Eine gewisse Variabilität in den einzelnen Merkmalen ist zwar vorhanden, aber diese entspricht dem Grade nach genau derjenigen, die ich innerhalb natürlicher Artengruppen generischen Wertes von rezenten Koniferen und *Taxales* festgestellt habe (FLORIN 1931).

So zeigt die Blattunterseite entweder zwei schmale, fast linealische, höchstens etwa halbwegs zur Blattspitze reichende basale Spaltöffnungsstreifen [bei *Lebachia piniformis*, *angustifolia*, *laxifolia* (jeder Streifen basalwärts in einzelne Längsgruppen aufgelöst), *speciosa* und *mucronata*], oder auch bei stärkerer Differenzierung in der Ausbildung der ober- und unterseitigen Epidermis nur zwei kurze kleine Spaltöffnungsgruppen [bei *L. parvifolia* (Gruppen mehr oder weniger in Einzelreihen aufgelöst), *Goeppertiana*, *mitis*, *intermedia*, *frondosa* (var. *Zeilleri*), *americana* und *hypnoides*]. Übergänge zwischen diesen Extremen finden sich bei *L. laxifolia*, *speciosa* und *mucronata*. Ferner verlaufen die oberseitigen Spaltöffnungsstreifen entweder ihrer ganzen Länge nach deutlich voneinander getrennt (bei *L. piniformis*, *parvifolia*, *angustifolia*, *Goeppertiana*, *mitis*, *speciosa*, *mucronata*, *intermedia*, *americana* und *hypnoides*), oder sie sind in der Blattspitze miteinander vereinigt (bei *L. laxifolia* und *frondosa* var. *Zeilleri*; einen Übergang bildet *L. frondosa*). Bei fast sämtlichen daraufhin untersuchten Arten haben hier und da benachbarte Spaltöffnungsapparate in den oberseitigen Spaltöffnungsstreifen paarweise zum Teil gemeinsame Nebenzellen (Textabb. 19 und 20). *Lebachia Goeppertiana* scheint aber, soweit bekannt, eine Ausnahme zu bilden. Abortierte Spaltöffnungsapparate (Textabb. 21 b und c) treten bei gewissen Arten dann und wann oberseits in der medianen Längszone, d. h. zwischen den Spaltöffnungsstreifen auf, nämlich bei *L. piniformis*, *angustifolia*, *intermedia* (hier ausnahmsweise auch in den marginalen oberseitigen Längszonen) und *hypnoides*, während solche bei anderen Arten anscheinend ganz fehlen (bei *L. parvifolia*, *Goeppertiana*, *mitis*, *laxifolia*, *speciosa*, *mucronata*, *frondosa* und *americana*). Die Spaltöffnungsapparate sind bei mehreren Arten durchgehends monozyklisch gebaut (bei *L. piniformis*, *parvifolia*, *mitis*, *speciosa*, *mucronata*, *frondosa*, *Hirmeri* und *americana*). Andere zeigen dagegen monozyklische und unvollständig amphizyklische (dizyklische) Spaltöffnungsapparate nebeneinander in jedem Spaltöffnungsstreifen, oder die amphizyklischen sind auf die Blattunterseite beschränkt (*L. angustifolia*, *Goeppertiana*, *laxifolia*, *intermedia* und *hypnoides*).



In bezug auf die Anzahl der zu jedem Spaltöffnungsapparat gehörenden perigenen Nebenzellen sind etwa gleich starke Schwankungen bei den allermeisten daraufhin untersuchten Arten festgestellt:

<i>Lebachia piniformis</i>	5—9	<i>Lebachia mucronata</i>	4—7
„ <i>parvifolia</i>	6—8	„ <i>intermedia</i>	5—8
„ <i>angustifolia</i>	5—8	„ <i>frondosa</i>	5—8
„ <i>Goeppertiana</i>	4—6 (—?)	„ <i>Hirmeri</i>	etwa 6
„ <i>mitis</i>	6—8	„ <i>americana</i>	5—8
„ <i>laxifolia</i>	4—8	„ <i>hypnoides</i>	5—8

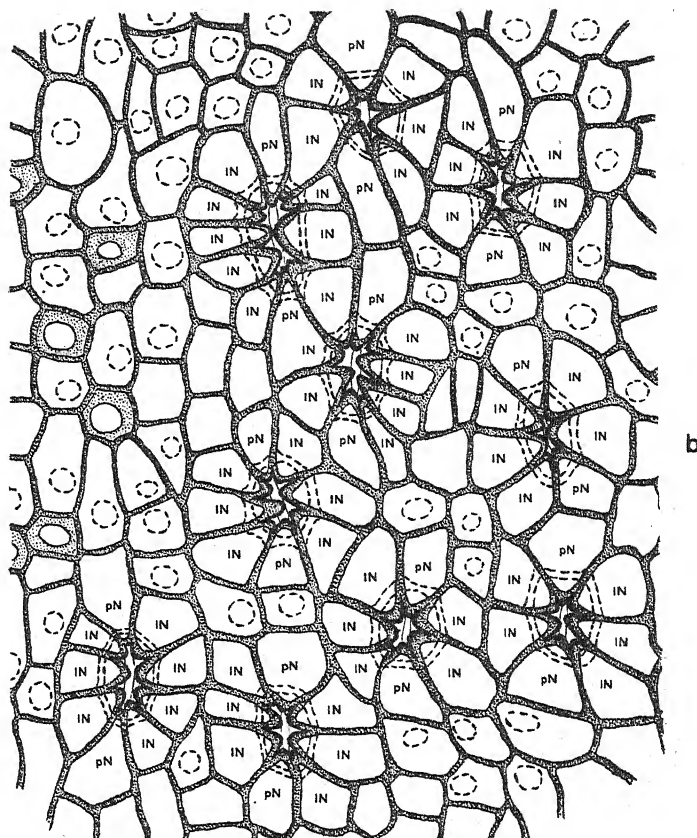
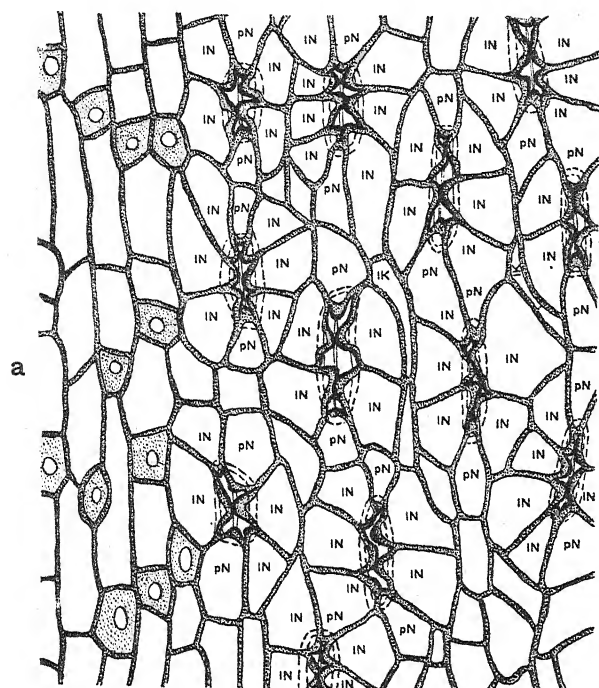
Eine Ausnahme bildet *Lebachia speciosa* mit 6—10(—11) Nebenzellen und auch durchschnittlich einer größeren Anzahl derartiger Zellen je Spaltöffnungsapparat als bei den übrigen Arten (Textabb. 19 b).

Was die Haarbassen (= Trichopodien nach JURASKY 1934—1935, I, p. 395) betrifft, so treten sie bei fast sämtlichen Arten überall außerhalb der Spaltöffnungsstreifen bzw. -gruppen auf. Sie sind in der Regel besonders auf der Unterseite reichlich und dicht angeordnet; auf der Oberseite sind sie reichlicher in den marginalen Längszonen als in der medianen. Diese Verteilung der Behaarung zeigen *Lebachia piniformis*, *parvifolia*, *angustifolia*, *Goeppertiana*, *mitis*, *laxifolia*, *speciosa*, *intermedia*, *frondosa*, *Hirmeri* (Haarbassen bei den beiden letztgenannten Arten nur ziemlich spärlich auf der Blattoberseite vorhanden), *americana* und *hypnoides*. Demgegenüber zeichnet sich *L. mucronata* dadurch aus, daß die Haarbassen zwar, wie zuvor, auf der Blattunterseite, ausgenommen in den Spaltöffnungsstreifen oder -gruppen, reichlich vorhanden sind, aber auf der Oberseite nur gegen den Blattgrund zu in den stomatafreien Zonen vereinzelt auftreten.

Der Blattrand ist entweder eben (bei *Lebachia angustifolia*, *Goeppertiana* und *mitis*) oder auch meist mit kleinen, am Blattgrunde haarähnlich verlängerten Zähnen versehen (bei *L. piniformis*, *parvifolia*, *garnettensis*, *laxifolia*, *speciosa*, *mucronata*, *intermedia*, *frondosa*, *Hirmeri*, *americana* und *hypnoides*). Besonders lange Randzähne am Blattgrunde sind bei *L. intermedia* (Taf. LXXVII/LXXVIII, Abb. 10), *L. frondosa* var. *Zeileri* (Taf. LXXXV/LXXXVI, Abb. 5) und *L. hypnoides* (Taf. CIII/CIV, Abb. 17) beobachtet.

Stumpf-kegelförmige, meist mit „Scheitellinse“ versehene Kutikularpapillen treten bei den meisten Arten — außer auf den Nebenzellen der Spaltöffnungsapparate und den sie umgebenden gewöhnlichen Epidermiszellen in den Spaltöffnungsstreifen bzw. -gruppen — auch in der medianen und den marginalen stomatafreien Längszonen auf der Blattoberseite von der Basis bis zur Spitze der Blätter reichlich auf (in ein paar Fällen sind sie in den marginalen Zonen deutlich kräftiger ausgebildet als sonst): *Lebachia piniformis*, *parvifolia*, *laxifolia*, *mucronata*, *intermedia*, *frondosa*, *Hirmeri*, *americana* und *hypnoides*. Bei *L. mitis* und *speciosa* fehlen dagegen Kutikularpapillen in den marginalen oberseitigen Längszonen. Bei *L. angustifolia* zeigt nur die apikale Region der Blattoberseite Kutikularpapillen auf den zu Spaltöffnungsapparaten nicht gehörenden Epidermiszellen in den Spaltöffnungsstreifen und in den stomatafreien Zonen. *Lebachia Goeppertiana* endlich dürfte der Kutikularpapillen außerhalb der Spaltöffnungsapparate überhaupt entbehren haben. *L. parvifolia*, *mucronata*, *intermedia*, *frondosa* und *hypnoides* scheinen eine durchgehends etwas kräftigere Ausbildung der Kutikularpapillen als die übrigen Arten aufzuweisen. Nebenbei sei erwähnt, daß die Papiliosität bisweilen stärker auf den Blättern der Achsen vorletzter Ordnung als auf denen der Zweiglein hervortritt, wie z. B. bei *L. laxifolia* und *frondosa*. Bei anderen Arten (z. B. *L. piniformis*) ist aber kein derartiger Unterschied bemerkbar.

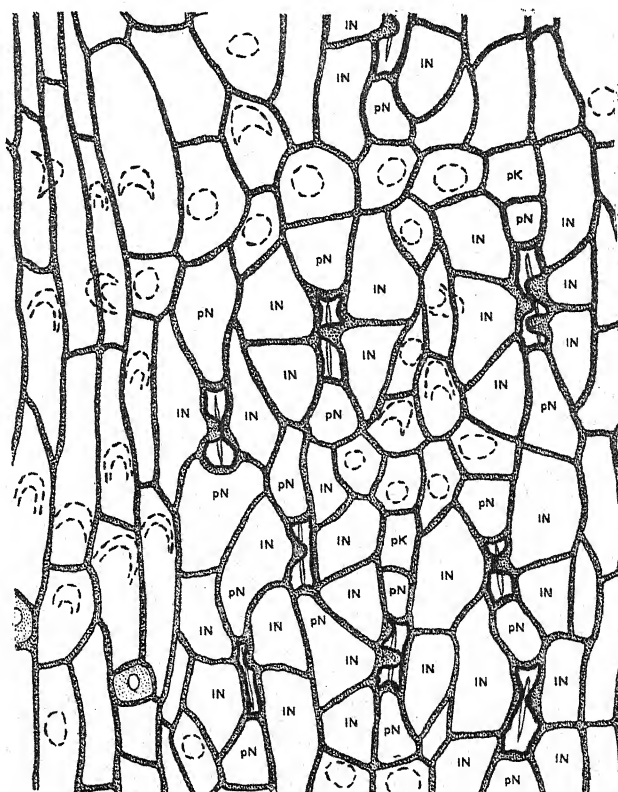
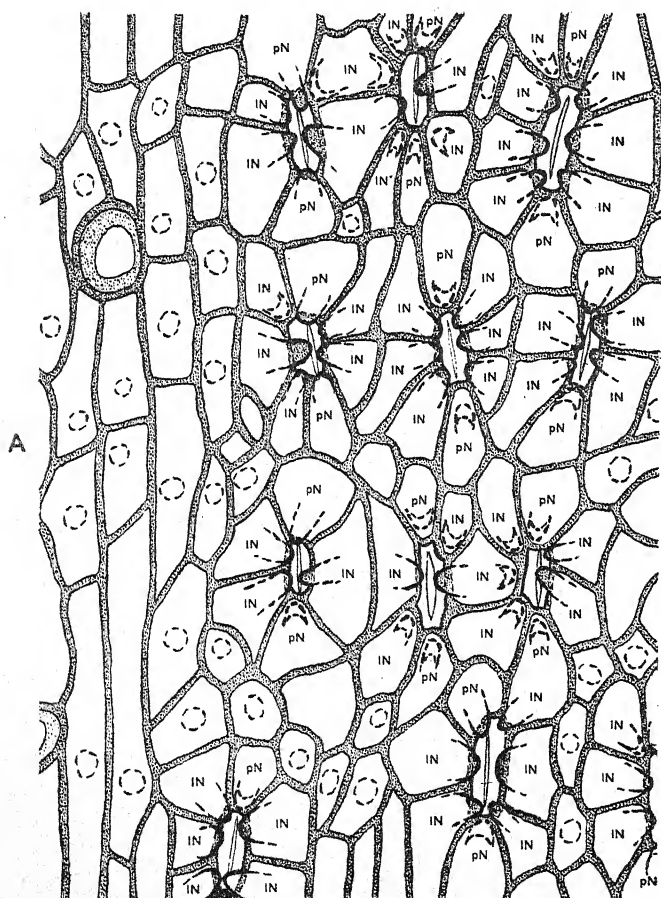
Wenn außerdem erwähnt wird, daß kleinere Unterschiede in der Breite der oberseitigen Spaltöffnungsstreifen (die breitesten Streifen haben *L. laxifolia*, *speciosa* und *frondosa*) und in der Zellgröße vorkommen — *L. mucronata* und *americana* haben etwas größere Epidermiszellen außerhalb der Spaltöffnungsstreifen auf der Blattoberseite als die übrigen Arten —, so dürfte über die Variabilität der Epidermismerkmale inner-



Textabb. 19. Randpartien von oberseitigen Spaltöffnungsstreifen auf Laubblättern der Seitenzweige letzter Ordnung von *Lebachia*-Arten, in Oberflächenansicht. — 400/1.

a. *Lebachia angustifolia* (vom Original zu Abb. 9, Taf. XXXIX/XL, in der vorliegenden Arbeit): Spaltöffnungsapparate im Streifen und Haarbasen außerhalb desselben.

b. *Lebachia spectosa* (vom Original zu Abb. 6, Taf. LXV/LXVI, in der vorliegenden Arbeit): Spaltöffnungsapparate und Kutikularpapillen im Streifen, Haarbasen und Kutikularpapillen außerhalb desselben.

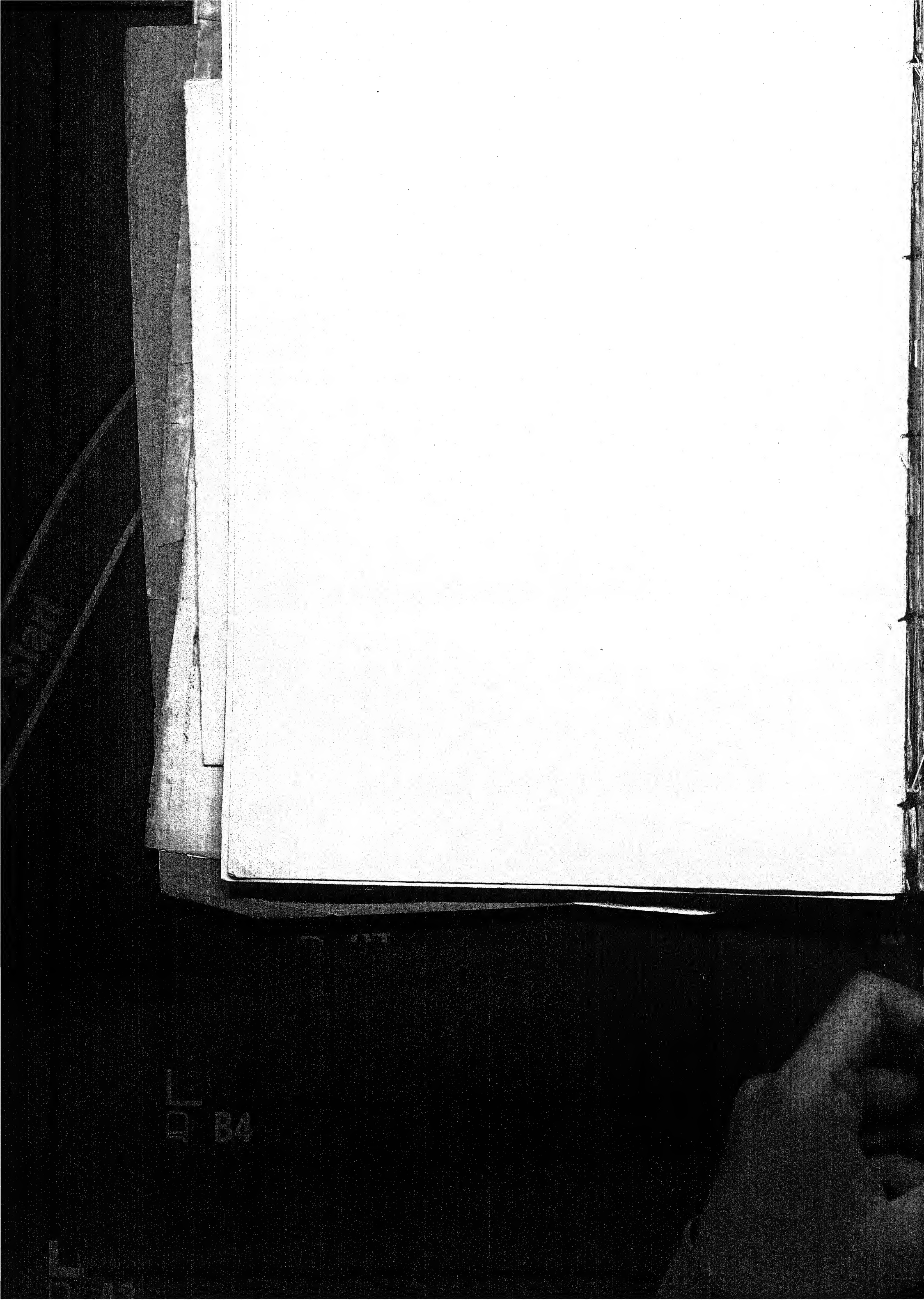


A. *Lebachia americana* (vom Original zu Abb. 22, Taf. XCIII/XCIV, in der vorliegenden Arbeit): Spaltöffnungsapparate und Kutikularpapillen im Streifen, Haarbasis und Kutikularpapillen außerhalb desselben.

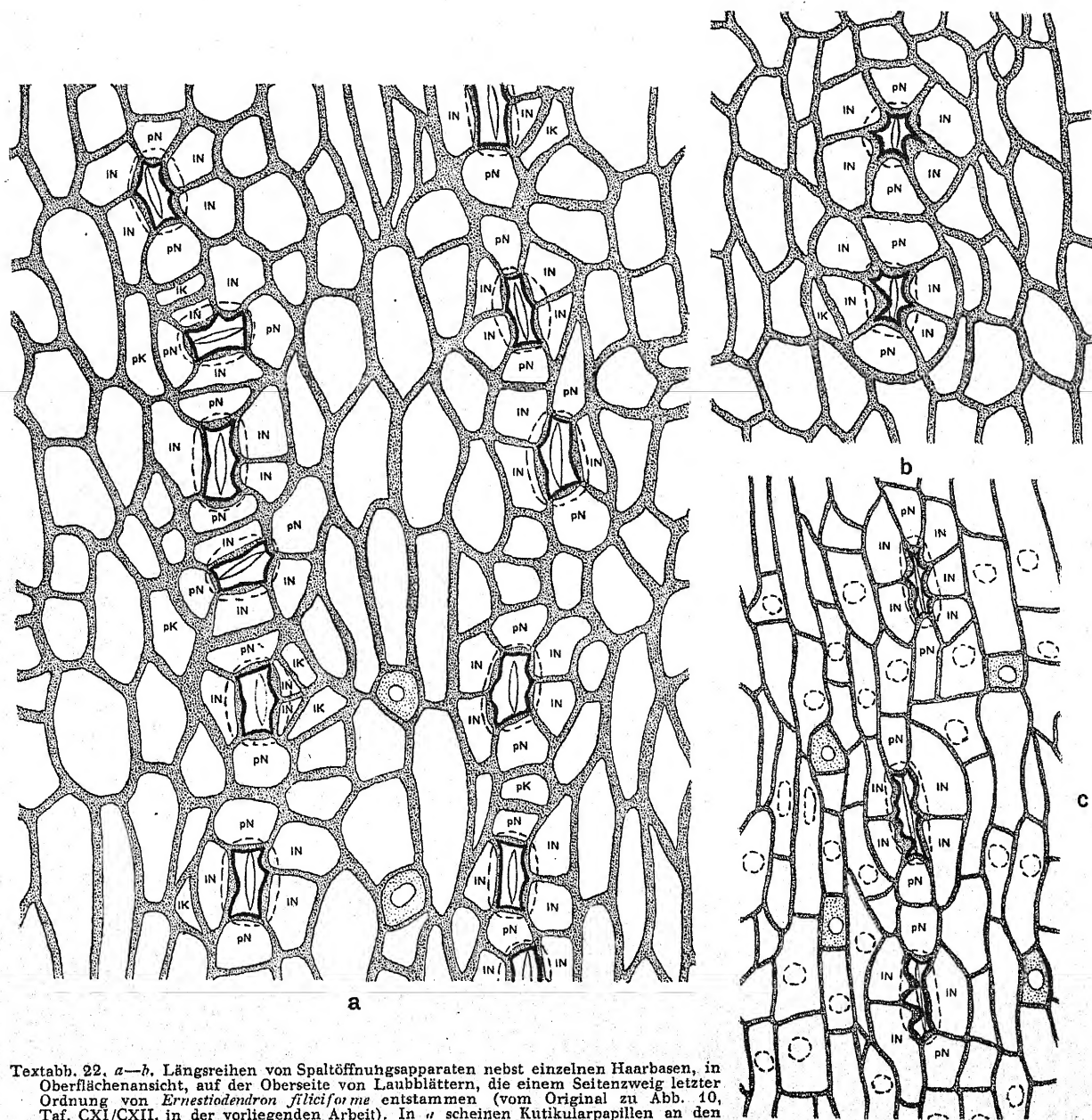
Textabb. 20. Randpartien von oberseitigen Spaltöffnungsstreifen auf Laubblättern der Seitenzweige letzter Ordnung von *Lebachia*-Arten, in Oberflächenansicht. — 400/1.

B. *Lebachia hypnoides* (vom Original zu Abb. 20, Taf. CI/CH, in der vorliegenden Arbeit): Spaltöffnungsapparate und Kutikularpapillen im Streifen. Haarbasen und Kutikularpapillen außerhalb desselben.

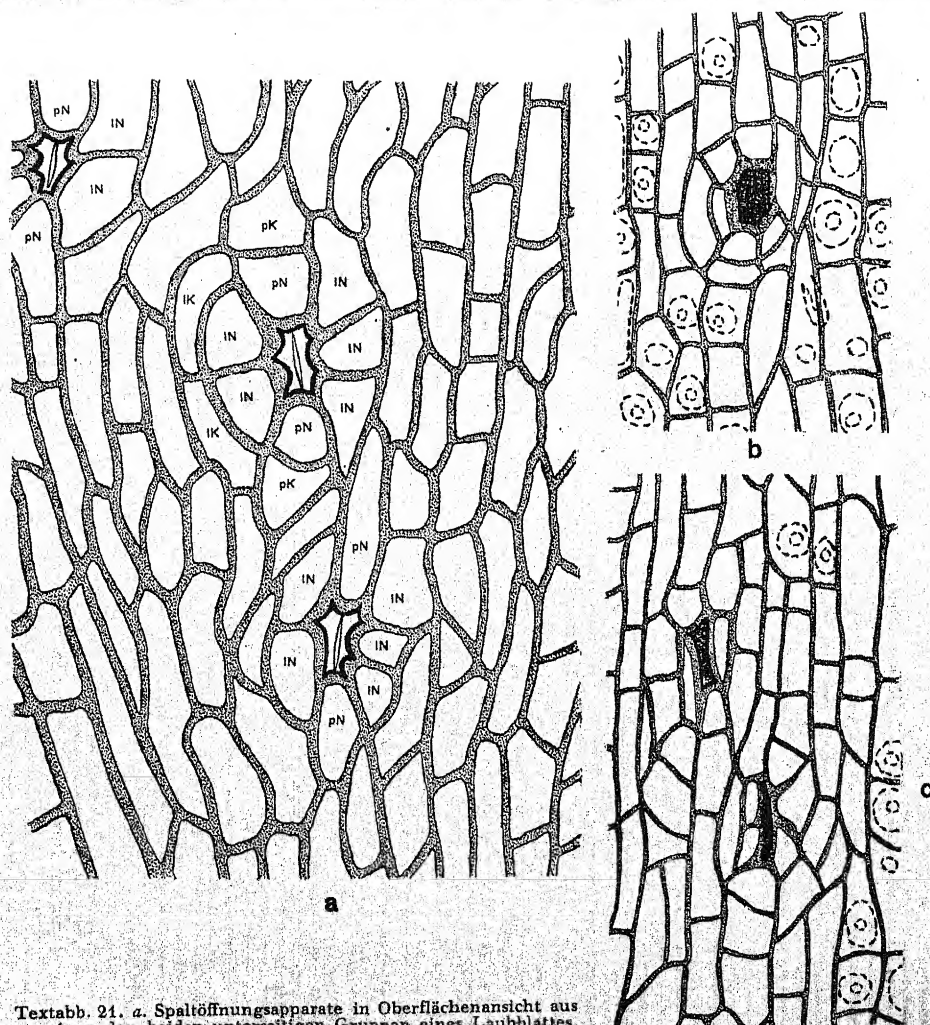






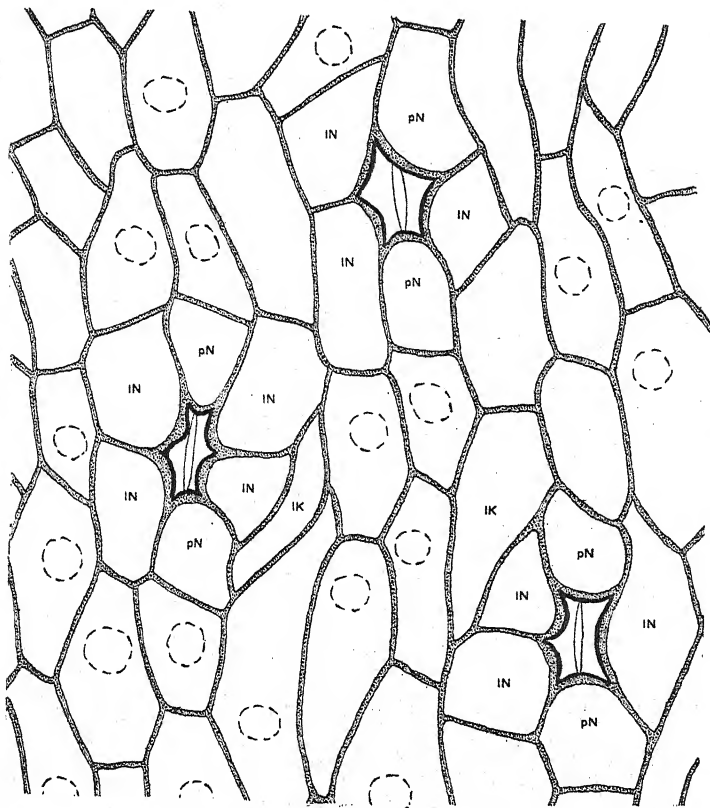


c. Spaltöffnungsapparate, Haarbasen und Kutikularpapillen, in Oberflächenansicht, auf der Oberseite eines Laubblattes, das einem Seitenzweig letzter Ordnung von *Ern. stiodendron filiciforme* var. *gracile* entstammt (vom Original zu Abb. 7, Taf. CXXV/CXXVI, in der vorliegenden Arbeit). — 400/1.

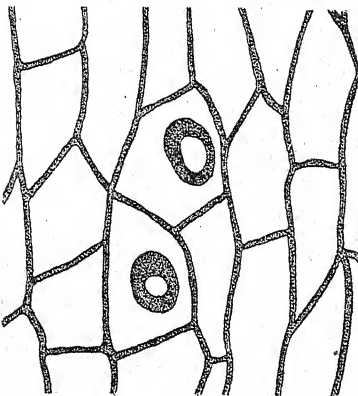


b-c. Abortierte Spaltöffnungsapparate, in Oberflächenansicht, nebst Kutikularpapillen aus der medianen oberseitigen Längszone von Laubblättern, die Seitenzweigen letzter Ordnung von *Lebachia iniformis* entstammen (vom Original zu Abb. 14, Taf. III/IV, in der vorliegenden Arbeit). — 400/1.





a

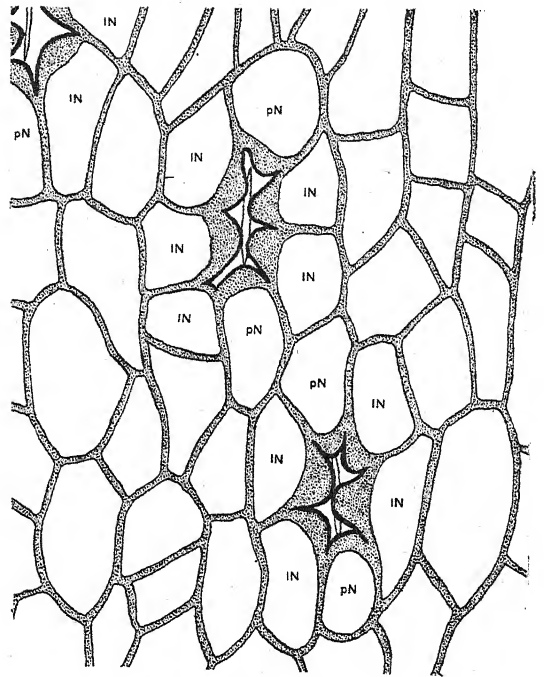


b

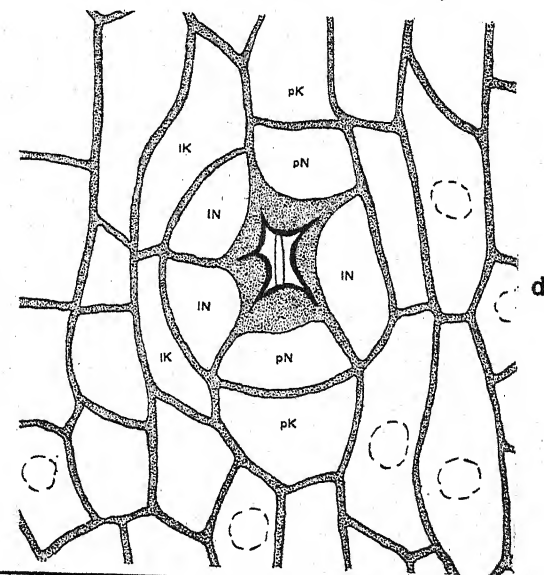
Textabb. 23. a. Spaltöffnungsapparate und Kutikularpapillen in Oberflächenansicht auf einem Laubblatt, das einem Seitenzweig letzter Ordnung von *Buriadia heterophylla* entstammt (vom Originalpräparat zu Abb. 10 bis 15, Taf. CLXI/CLXII, in der vorliegenden Arbeit). — 400/1.

b. Basen von kurzen Haaren: auf einem solchen Blatt von *Buriadia heterophylla* (demselben Präparat entnommen). — 400/1.

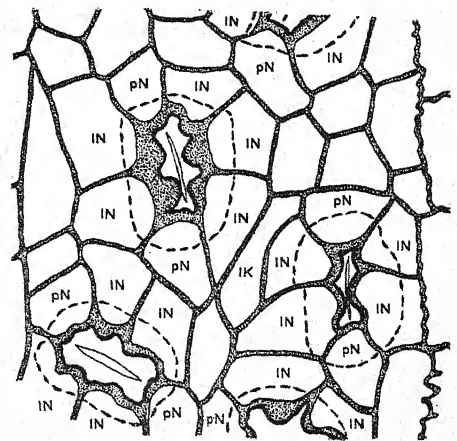
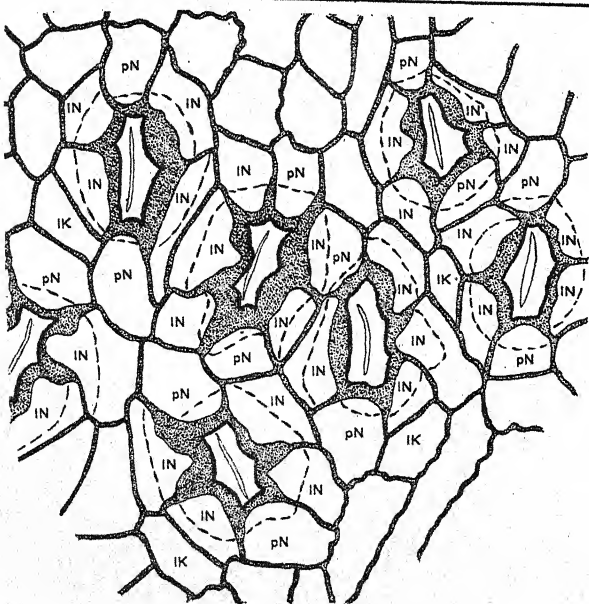
c-d. Spaltöffnungsapparate und Kutikularpapillen in Oberflächenansicht auf der Oberseite von Laubblättern an den Seitenzweigen letzter Ordnung von *Parancladus Dusenii* (vom Original zu Abb. 8, Taf. CLXV/CLXVI, in der vorliegenden Arbeit). — 400/1.



c



d



Textabb. 24. Spaltöffnungsapparate in Oberflächenansicht auf der Oberseite von Laubblättern, die einem Seitenzweig letzter Ordnung von *Walkmiella australis* (O. Feistmantel) Florin entstammen (nach Florin 1940a, p. 11, Textabb. 5). — 400/1.





halb der Gattung *Lebachia* genug angeführt sein, um ihre Art und Größe zu veranschaulichen. Die zu dieser Gattung zusammengeführten Spezies stimmen in den Grundzügen der Epidermisstruktur überein und sind ohne Zweifel systematisch ebenso nahe miteinander verwandt wie beispielsweise die Arten untereinander in den rezenten Koniferengattungen *Cephalotaxus* SIEB. et ZUCC., *Keteleeria* CARR., *Pseudotsuga* CARR., *Picea* A. DIETR., *Larix* MILL., *Cedrus* LINK, *Widdringtonia* ENDL. und *Cupressus* L.

Der *Ernestiodendron*-Typus ist hinsichtlich der Epidermisstruktur in Kürze folgendermaßen zu charakterisieren (vgl. die vorliegende Arbeit S. 176):

„Blätter der Seitenzweige letzter Ordnung amphistomatisch. Beide Blattseiten mit mehr oder weniger weit voneinander verlaufenden, einfachen oder hier und da auf kürzeren Strecken verdoppelten, nicht zu Streifen vereinigten, besonders auf der Oberseite weit in die Blattspitze hineinreichenden Längsreihen von meist längsgerichteten, aber in Einzelfällen sogar quergestellten Spaltöffnungsapparaten. Blattrand feingezähnt.

Spaltöffnungsapparate der Blätter an den Seitenzweigen letzter Ordnung von haplocheilem Typus, monozyklisch oder unvollständig amphizyklisch. Anzahl der perigenen, meist mit je einer Kutikularpapille ausgerüsteten Nebenzellen 4—8, in der Regel zwei polar und die übrigen seitlich gestellt. Benachbarte Apparate nur ausnahmsweise mit einer gemeinsamen Nebenzelle. Schließzellen eingesenkt und sehr schwach kutinisiert. Kutikularpapillen einzeln je Zelle in wechselnder Verbreitung und Frequenz auch außerhalb der Spaltöffnungsapparate und Spaltöffnungsreihen auftretend. Einzellige Haare auf beiden Blattseiten, besonders auf der Unterseite vorhanden. Epidermiszellen mit geraden und ebenen Antiklinalwänden.“

Über die Variabilität der Blattepidermismerkmale innerhalb der Gattung *Ernestiodendron* ist nur wenig bekannt, da bisher nur eine Art einschließlich einer besonderen Varietät bekannt ist. Diese weicht von der typischen Form dadurch ab, daß die Laubblätter an den Seitenzweigen letzter Ordnung in weitgehenderem Maße papillös sind, während die Haarbasen andererseits auf der Oberseite derselben spärlicher aufzutreten scheinen.

Für *Ernestiodendron* bezeichnend ist vor allem die Anordnung der Spaltöffnungsapparate, wodurch diese Gattung von allen übrigen bisher bekannten Koniferen aus dem Oberkarbon und unteren Perm deutlich abweicht. Während die Spaltöffnungsapparate bei *Lebachia* wenigstens auf der Blattoberseite stets zu typischen Streifen vereinigt sind, innerhalb welcher die Spaltöffnungsapparate mehr oder weniger dicht und unregelmäßig, also nicht in Längsreihen angeordnet sind, treten die Spaltöffnungsapparate bei *Ernestiodendron* in einzelnen, zu ausgeprägten Streifen nicht zusammengeschlossenen Längsreihen auf, von denen die Oberseite fast gleich viele und fast gleich lange wie die Unterseite besitzt. Wir haben hier einen ebenso großen Unterschied in der Verteilung der Spaltöffnungsapparate, wie z. B. zwischen den rezenten, verschiedenen Familien angehörenden Koniferengattungen *Cryptomeria* D. DON und *Araucaria* JUSS. So beträchtliche Unterschiede wie zwischen *Lebachia* und *Ernestiodendron* kennen wir nicht von den rezenten Vertretern der Klasse innerhalb ein und derselben Gattung, sondern erst zwischen verschiedenen Gattungen. Zum Vergleich könnte man höchstens nur solche Gattungen wie *Podocarpus* L'HÉRIT. und *Dacrydium* SOLAND. heranziehen. Diese zeigen aber nicht nur hinsichtlich der Blattmorphologie und der Epidermismerkmale sondern auch in bezug auf die reproduktiven Merkmale eine beträchtliche Variabilität und sind augenscheinlich stark heterogen (vgl. FLORIN 1931, pp. 256, 285, 460). Die Beibehaltung der *Lebachia*- und *Ernestiodendron*-Arten zu einer Gattung (*Walchia*) zusammengeschlossen, würde demnach bedeuten, daß diese noch uneinheitlicher als die heterogensten unter den rezenten Koniferengattungen und folglich rein künstlich wäre. Die Unzweckmäßigkeit einer derartigen Gruppierung liegt auf der Hand. So weit es das Untersuchungsmaterial erlaubt, müssen — wie in der vorliegenden Arbeit geschehen ist — derartige Formgattungen im Interesse der wissenschaftlichen Systematik unbedingt in ihre natürlichen Gattungen zerlegt werden. Daß dies, was *Walchia* betrifft, bisher nicht restlos durchgeführt werden konnte und *Walchia* also als künstliche Gattung vorläufig beibehalten

werden muß, hängt, wie in der speziellen Darstellung hervorgehoben wurde, damit zusammen, daß mehrere Arten auf Grund des Fehlens von geeignetem Material hinsichtlich ihrer Epidermis noch ganz unbekannt sind und in die natürlichen Gattungen daher noch nicht sicher eingeordnet werden können.

Die *Paranocladus*- und *Buriadia*-Typen der Blattepidermisstruktur (Textabb. 23) kontrastieren gegen die soeben besprochenen durch die relative Großzelligkeit der Epidermis, in welcher Beziehung sie einander ähnlich sind. Über *Buriadia* kann in diesem Zusammenhang nur wenig gesagt werden (vgl. S. 314). Wahrscheinlich sind Spaltöffnungsstreifen vorhanden, in denen die längsgestellten Spaltöffnungsapparate locker und unregelmäßig, also nicht in Längsreihen angeordnet sind. Die Spaltöffnungsapparate sind haplocheil und monozyklisch oder unvollständig amphizyklisch (dizyklisch). Die schwach papillösen perigenen Nebenzellen betragen 4—6. Die Epidermiszellen haben gerade, ebene Antiklinalwände und tragen häufig je eine Kutikularpapille. Einzelne Haarbasen scheinen auch vorhanden zu sein (Textabb. 23 b).

Die Epidermisstruktur von *Paranocladus Dusenii* endlich läßt sich folgendermaßen charakterisieren (vgl. S. 319 in der vorliegenden Arbeit):

„Blätter der Seitenzweige letzter Ordnung amphistomatisch. Blattunterseite mit zwei basalen Spaltöffnungsgruppen, die aus locker und unregelmäßig angeordneten, meist längsgerichteten, wenig papillösen Spaltöffnungsapparaten gebildet sind. Blattoberseite mit zwei längeren Spaltöffnungsstreifen, die aus locker und unregelmäßig angeordneten, meist längsgerichteten, stärker papillösen Spaltöffnungsapparaten bestehen. Blattrand am Grunde mit locker gestellten, kleinen Zähnen.

Spaltöffnungsapparate auf den Blättern der Seitenzweige letzter Ordnung von haplocheilem Typus, monozyklisch oder unvollständig amphizyklisch. Anzahl der perigenen, auf der Blattoberseite mit je einer Kutikularpapille ausgerüsteten Nebenzellen 5—7, zwei polar und die übrigen seitlich gestellt. Schließzellen eingesenkt und schwach kutinisiert. Kutikularpapillen außerhalb der Spaltöffnungsapparate schwach ausgebildet, nur auf der Blattoberseite vorkommend. Haare auf beiden Blattseiten fehlend. Epidermiszellen mit geraden und ebenen, am Grunde der Blattunterseite stärker verdickten und getüpfelten Antiklinalwänden.“

Da bisher nur eine Art untersucht ist, kann über Artunterschiede in den Epidermismerkmalen innerhalb der Gattung *Paranocladus* nichts angeführt werden. Über die Variabilität dieser Merkmale bei *P. Dusenii* enthält die ausführliche Beschreibung auf S. 321 in der vorliegenden Arbeit einige Angaben.

In der Art der Verteilung der Spaltöffnungsapparate weicht *Paranocladus* (und auch *Buriadia*) scharf von *Ernestiodendron* ab und schließt sich näher den Lebachien an. *P. Dusenii* ist aber auch von diesen gut geschieden, und zwar nicht nur durch die Größe der Epidermiszellen, sondern außerdem durch die weit lockerere Anordnung der Spaltöffnungsapparate in den Spaltöffnungsstreifen, durch das Fehlen von solchen Nebenzellen, die zwei benachbarten Apparaten gemeinsam sind, und durch das Fehlen von Haaren auf beiden Blattseiten.

Es erübrigt sich zunächst, einen Vergleich zwischen den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen einerseits und den paläozoischen Cordaiten sowie den oberpermischen und gewissen triassischen Koniferen andererseits in bezug auf die Epidermisstruktur der Laubblätter anzustellen. Wir knüpfen an die zuletzt behandelte Gattung *Paranocladus* an. In der äußeren Morphologie der beblätterten Seitenzweige letzter Ordnung ähnelt *P. Dusenii* am nächsten der von mir unter dem Namen *Walkomiella australis*<sup>8)</sup> kürzlich beschriebenen Konifere im oberen Perm Ostaustraliens (FLORIN 1940 a). In der Blattepidermisstruktur sind aber beträchtliche Differenzen zu verzeichnen (FLORIN loc. cit., p. 16). Sie stimmen zwar darin miteinander überein, daß die Blattränder zum Teil feingezähnt sind und die Spaltöffnungsapparate unregelmäßig angeordnet in Streifen liegen, aber bei *Walkomiella* dürften diese Apparate auf die Blattoberseite beschränkt sein, während *Paranocladus* amphistomatische Blätter mit zwei Spaltöffnungsgruppen auf der Unterseite und zwei längeren

<sup>8)</sup> Vgl. Note auf S. 370 in der vorliegenden Abhandlung.

Streifen auf der Oberseite besitzt. Bei *Paranocladus* sind, wie erwähnt, die Spaltöffnungsapparate ferner meist längsgerichtet und so locker in den oberseitigen Streifen angeordnet, daß zwei benachbarten Apparaten gemeinsame Nebenzellen fehlen. Bei *Walkomiella* andererseits zeigen die Spaltöffnungsapparate eine viel dichtere Anordnung in den entsprechenden Streifen und eine weit mehr variierende Orientierung der Spalten (Textabb. 24). Im Gegensatz zu *Paranocladus* trägt *Walkomiella* Kutikularpapillen auf beiden Blattseiten und 1—3-zellige Haare auf der Oberseite am Blattgrunde in den stomatafreien Zonen. Außerdem sind die Antiklinalwände der Epidermiszellen bei *Paranocladus* stets gerade und eben, während sie bei *Walkomiella* außer in den Spaltöffnungsstreifen meist mehr oder weniger unduliert und gerippt sind.

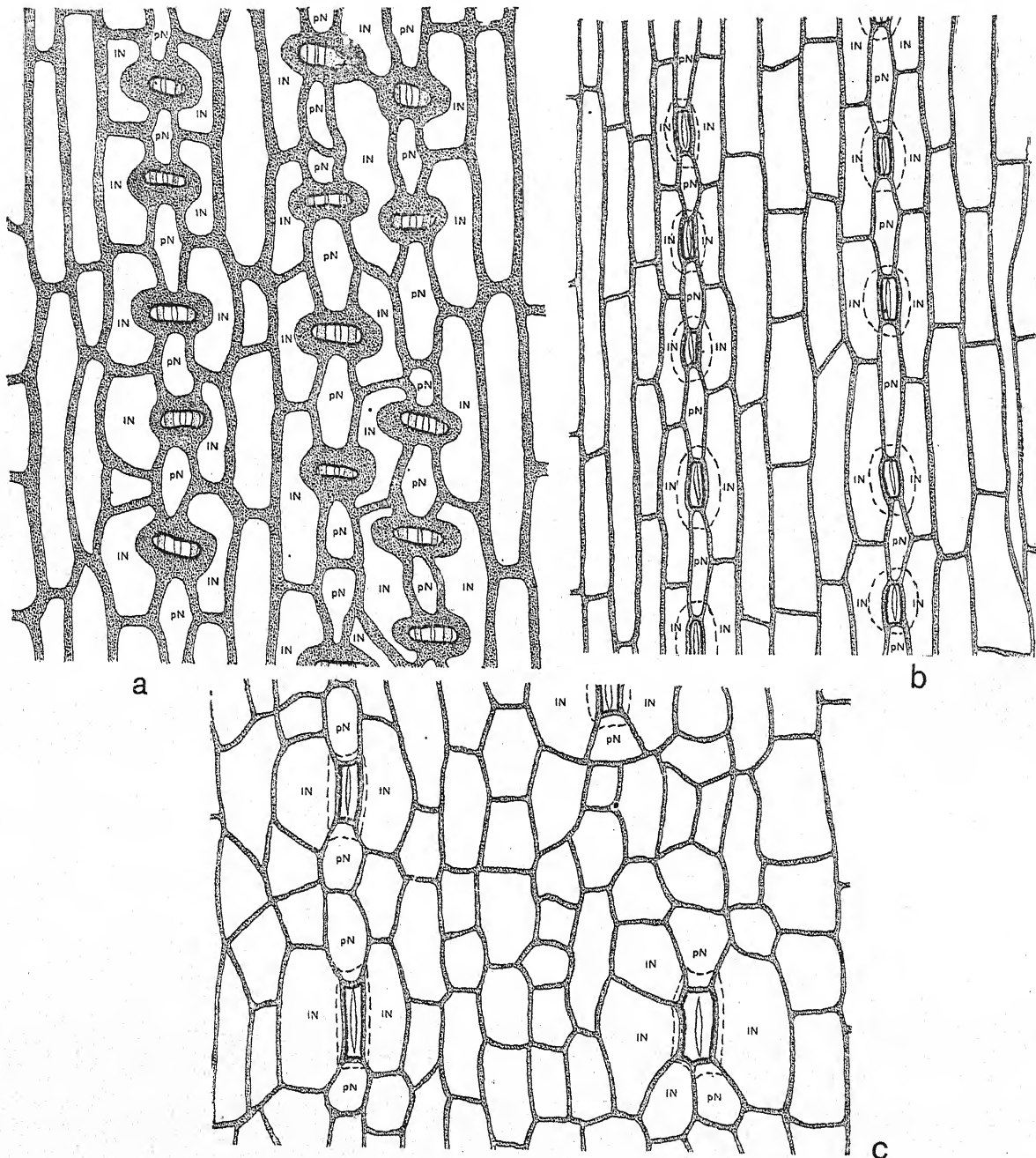
Außer bei *Paranocladus*, *Buriadia* und *Walkomiella* hat unter den paläozoischen und alttriassischen Koniferen, so weit bekannt, nur noch *Lebachia* typisch gestaltete Spaltöffnungsstreifen. Wie ich in der soeben zitierten Arbeit hervorgehoben habe (p. 17), zeigt *Walkomiella* in der Epidermisstruktur tatsächlich eine größere Ähnlichkeit mit *Lebachia* als mit irgendeiner anderen bisher bekannten paläozoischen Koniferengattung. Diese Ähnlichkeit betrifft die dichte Anordnung der Spaltöffnungsapparate in den Spaltöffnungsstreifen, das Aussehen dieser Apparate in der Oberflächenansicht einschließlich der mäßigen Anzahl der mehr oder weniger papillösen Nebenzellen je Spaltöffnungsapparat, das Vorkommen von kurzen, abgerundeten Kutikularpapillen auch außerhalb der Spaltöffnungsstreifen sowie von Haaren mit einzelligen Basen und endlich die feingezähnten Blattränder. Die Laubblätter an den Seitenzweigen letzter Ordnung sind aber bei *Lebachia* amphistomatisch und bei *Walkomiella* wahrscheinlich epistomatisch. Jene Gattung zeigt meist längsgerichtete Spaltöffnungsapparate und stets einzellige Haare, *Walkomiella* dagegen unregelmäßig gerichtete Stomata und 1—3-zellige Haarkörper. Außerdem unterscheiden diese Gattungen sich im Aussehen der Antiklinalwände der Epidermiszellen, die bei *Lebachia* stets gerade und eben, bei *Walkomiella* dagegen in den stomatafreien Zonen mehr oder weniger unduliert und gerippt sind.

Bei allen übrigen hier zu berücksichtigenden Koniferengattungen — *Ernestiodendron* aus dem Oberkarbon und dem unteren Perm, *Pseudovoltzia* und *Ullmannia* aus dem oberen Perm sowie *Voltzia* aus der Trias<sup>9)</sup> — fehlen typisch gestaltete Spaltöffnungsstreifen, und die Spaltöffnungsapparate sind statt dessen mehr oder weniger regelmäßig in voneinander isolierten, parallelen Längsreihen angeordnet. Bei den Cordaiten, für welche das Fehlen einer Streifenbildung gleichfalls als charakteristisch zu betrachten ist, kommen aber Übergangsformen vor (siehe unten).

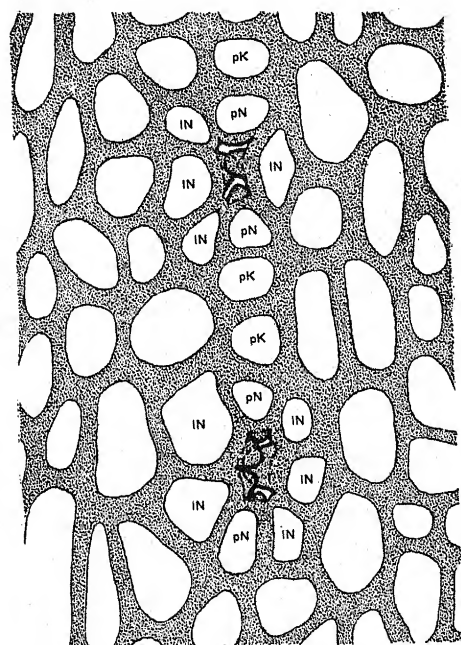
Da die Epidermisstruktur in enger Beziehung zur Gestalt und Aderung der Laubblätter steht, macht die der bandförmigen, von mehreren parallelen, bisweilen sich gabelnden Adern durchzogenen Blätter der Cordaiten naturgemäß einen von dem der gleichaltrigen Koniferen recht abweichenden Eindruck. Der Bau der haplocheilen, monozyklischen Spaltöffnungsapparate einiger Cordaiten habe ich schon früher beschrieben (FLORIN 1931, p. 498). Diese Apparate sind bei verschiedenen Arten etwas ungleich über die Blattflächen verteilt. Es gibt amphistomatische und hypostomatische Cordaitenblätter. Bei mehreren Arten zeigt die Unterseite vorwiegend einfache (aber bisweilen hier und da auf kürzeren Strecken verdoppelte), regelmäßig verlaufende und voneinander isolierte Längsreihen von Spaltöffnungsapparaten (Textabb. 25 b). Andere Arten haben auf der Blattunterseite ähnliche Längsreihen von Stomata, die aber nur ausnahmsweise einzeln verlaufen und in der Regel zu 2—4 einander stark genähert sind (Textabb. 25 a). Dabei haben nicht nur zwei benachbarte Spaltöffnungsapparate in derselben Reihe eine gemeinsame polare Nebenzelle — was bei den Cordaiten

<sup>9)</sup> Unter den als Arten von *Voltzia* bezeichneten beblätterten Sproßresten aus der Trias verbergen sich allem Anschein nach mehrere natürliche Gattungen, die jedoch miteinander verwandt sind. Auf die Frage der Systematik dieser Sproßreste kann hier nicht eingegangen werden. Es sei nur darauf aufmerksam gemacht, daß *Voltzia* in diesem Zusammenhang als Sammelgattung aufzufassen ist.

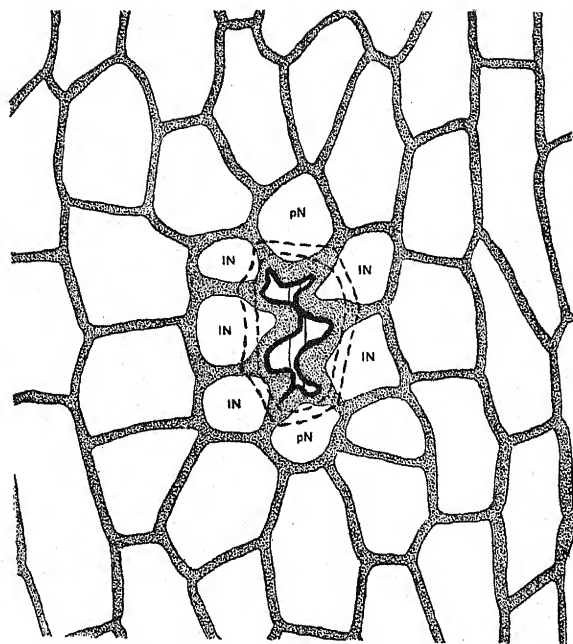




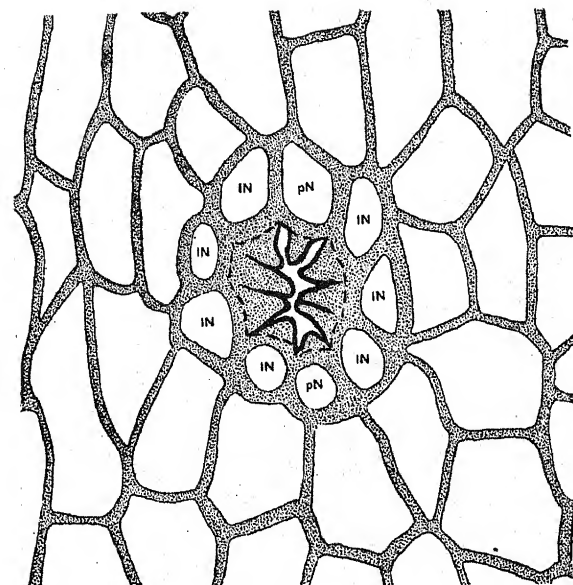
Textabb. 25. Längsreihen von Spaltöffnungsapparaten in Oberflächenansicht auf Laubblättern von drei *Cordaite*-Arten. — 400/1.  
 a. *Cordaite* spec. 1. Fundort: Deutsches Reich, Böhmen, Rakonitz. Alter: Oberkarbon. (Geol.-Paläont. Inst. Univ. Marburg a. d. Lahn.)  
 b. *Cordaite* spec. 2. Fundort: Canada, New Brunswick, Sunbury Co., Minto. Alter: Pennsylvanian. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm.)  
 c. *Cordaite* spec. 3. Fundort: Deutsches Reich, Saar-Gebiet, Grube Kronprinz bei Hirtel. Alter: Oberkarbon. (Geol.-Paläont. Inst., Mus. f. Naturk. Berlin.)



a



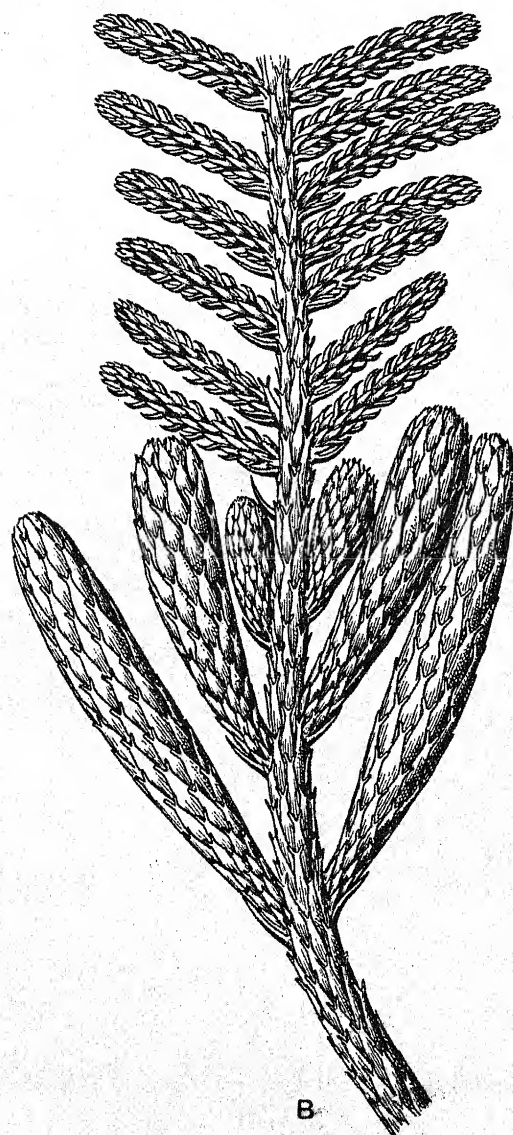
b



c

## Textabb. 26.

- a. Zwei Spaltöffnungsapparate in Oberflächenansicht aus einer Längsreihe von solchen, die einem Laubblatt von *Pseudovoltzia Liebeana* (H. B. Gein.) Florin gehört (vom Original zu H. B. Geinitz 1880, Taf. V, Abb. 6). – 400/1.
- b. Spaltöffnungsapparat in Oberflächenansicht auf einem Laubblatt von *Ullmannia Bronnii* Goepp. Fundort: Deutsches Reich, Kurhessen, Frankenberg. Alter: Zechstein. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm.) – 400/1.
- c. Spaltöffnungsapparat in Oberflächenansicht auf einem Laubblatt von *Voltzia Fraasi* Schütze (vom Original zu Schütze 1901, Taf. VI, Abb. 3). – 400/1.



B



A

## Textabb. 27.

- A. Wiederherstellung der basalen Partie eines lateralen Sproßsystems von *Lebachia piniformis*, das einzeln terminal an beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung gestellte, hängende, junge männliche Zapfen trägt (vgl. Taf. V/VI, Abb. 9). – 1/1.
- B. Wiederherstellung der basalen Partie eines lateralen fertilen Sproßsystems von *Lebachia piniformis*. Die Zapfen sind weiblich, aufwärts gerichtet und einzeln endständig an kurzen, beblätterten Seitensprossen, die den vegetativen Seitenzweigen letzter Ordnung entsprechen (vgl. Taf. XXIII/XXIV, Abb. 8). – 1/1.



25.

Coro

burg

Coro

Natu

Coro

ala



überhaupt häufig vorkommt — sondern außerdem besitzen verschiedenen Reihen angehörende und aneinanderstoßende Apparate eine gemeinsame laterale Nebenzelle. Wie Textabb. 26 a veranschaulicht, kann eine Zelle sogar vier Spaltöffnungsapparaten als Nebenzelle angehören. Endlich scheinen Fälle vorzukommen, wo eine noch größere Anzahl von Längsreihen dicht nebeneinanderlaufend zwischen schmalen stomatafreien Längszonen gruppiert sind, so daß eine Art Streifenbildung entsteht.

Außerdem soll erwähnt werden, daß die Spaltöffnungsreihen bei einzelnen Arten mehr oder weniger unregelmäßig verlaufen (Textabb. 25 c), daß die Spaltöffnungsapparate in der Regel nur 4 Nebenzellen, zwei laterale und zwei polare besitzen, obwohl die Zahl bisweilen auf 6 steigen kann, daß Haare bei den Cordaitenblättern ganz zu fehlen scheinen und daß Kutikularpapillen außerhalb der Spaltöffnungsapparate auf der Oberseite stets fehlen, während solche auf der Unterseite reichlicher vorkommen und sie bei einzelnen Arten gänzlich bedecken.

Wie bei *Ernestiodendron* sind die Spaltöffnungsapparate der Laubblätter von *Ullmannia*, *Pseudovoltzia* und *Voltzia* auf beiden Blattseiten in isolierten Längsreihen angeordnet (Textabb. 26). Die Epidermisstruktur von *Ullmannia* wurde zwar von GOTHAN u. NAGALHARD (1922) untersucht, ist aber doch noch, wie die Systematik der Gattung, sehr unvollständig bekannt. Die Spaltöffnungsapparate sind haplocheil und monozyklisch oder amphizyklisch, ihre 5—11 Nebenzellen häufig mit je einer kräftigen Kutikularpapille ausgerüstet. Haare fehlen. Dagegen treten Kutikularpapillen bei *U. Bronnii* GOEPP. an der einen, etwas schwächer kutinisierten Blattseite auch außerhalb der Spaltöffnungsapparate einzeln je Zelle reichlich auf. Es ist sehr wohl möglich, daß mehr als eine natürliche Gattung sich auch unter den von verschiedenen Autoren zu *Ullmannia* gezogenen sterilen beblätterten Zweigen verbirgt<sup>10)</sup>. Erst eine eingehende, morphologisch-anatomische Untersuchung des gesamten vorhandenen Materials kann darüber Auskunft vermitteln.

Ungeachtet der in der Verteilung der Spaltöffnungsapparate zwischen *Ernestiodendron* und *Ullmannia* vorhandenen Ähnlichkeit sind diese beiden Gattungen offenbar in mehrerer Hinsicht in ihrer Epidermis voneinander verschieden. Das gleiche gilt von *Ernestiodendron* und *Pseudovoltzia* (Textabb. 26 a). Schon durch die mächtige Ausbildung der kutinisierten Außenschichten, die stärker herabgesenkten Schließzellen, die meist rundlichen und manchmal kräftiger papillösen Nebenzellen und das Fehlen von Haaren (vgl. Note auf dieser Seite) machen die genannten oberpermischen Gattungen einen abweichenden Eindruck. Dies steht damit im Einklang, daß sie sich auch in der Gesamtmorphologie der Sprosse von *Ernestiodendron* gut unterscheiden.

Was die triassischen „Voltzien“ betrifft, so gilt für sie dasselbe wie für die Ullmannien, daß sie nämlich einer gründlichen systematischen Durchforschung bedürfen. Die Epidermisstruktur der Laubblätter ist von KRÄUSEL (1923, p. 87, und 1938, p. 25) und SCHLÜTER u. SCHMIDT (1927, p. 15) untersucht worden. Die betreffenden Arten<sup>11)</sup> haben Längsreihen von anscheinend vorzugsweise monozyklischen und mit 5—7 Neben-

<sup>10)</sup> Ich habe unter den zu *Ullmannia* bestimmten Zweigresten verschiedener Museen meist Formen mit der *Voltzia* ähnlicher Epidermisstruktur gefunden (vgl. Textabb. 26 b), die monozyklische oder bisweilen vielleicht als unvollständig amphizyklisch (dizyklisch) aufzufassende, längsgerichtete Spaltöffnungsapparate besitzen und der Haare entbehren. Bisweilen aber handelt es sich statt dessen um solche, die durch vollständig amphizyklische (di- bis trizyklische), oft quer oder schief gerichtete Apparate gekennzeichnet sind. In einem Fall sind die Blätter außerdem reichlich behaart (Material aus dem oberen Zechstein [Plattendolomit] von Roda bei Froburg in Sachsen). Im Bau der Spaltöffnungsapparate erinnert die letztgenannte Kategorie von Formen an gewisse, im oberpermischen Grödnert Sandstein bei Neumarkt bei Bozen in Tirol gesammelte Zweigreste, bei denen die Blätter aber unbehaart sind. Diese Beispiele zeigen zur Genüge wie unzureichend unsere Kenntnisse von den oberpermischen Koniferen heute noch sind. Mit der von WEIGELT (1928, p. 485) aufgestellten oberpermischen Gattung *Archaeopodocarpus* ist hier nichts anzufangen, da sie in bezug auf die Blattepidermisstruktur gänzlich unbekannt ist (vgl. außerdem FLORIN 1940 c, p. 71).

<sup>11)</sup> Vergleiche was im Heft 7 der vorliegenden Arbeit über die systematische Stellung der von SCHLÜTER u. SCHMIDT untersuchten „*Voltzia*“ angeführt ist.

zellen versehenen Spaltöffnungsapparaten, die denen von *Ullmannia Bronnii* weitgehend ähnlich sind. Bemerkenswert ist, daß diese „Voltzien“ in der Blattepidermisstruktur stärker an die genannte *Ullmannia*-Art als an *Pseudovoltzia* erinnert, obwohl betont sei, daß alle drei Gattungen (ausgenommen die in der Note auf S. 413 erwähnten Formen mit vollständig amphizyklischen Spaltöffnungsapparaten) in dieser Hinsicht sich nahe aneinander schließen. Ferner stimme ich KRÄUSEL's Ansicht bei, daß *Voltzia Fraasi* SCHÜTZE (Textabb. 26 c), *V. Weissmanni* SCHIMP. und *V. Foetterlei* STUR in der Epidermisstruktur mit *V. heterophylla* übereinstimmen (KRÄUSEL 1938, p. 25). Das gleiche gilt nach meiner vorläufigen Untersuchung auch von *V. remkers-lebensii* SCHÜTZE (SCHÜTZE 1901) und *V. raiblensis* STUR. *Ernestiodendron* unterscheidet sich von den genannten „Voltzien“ in etwa derselben Weise wie von *Ullmannia Bronnii*.

Vergleichen wir zum Schluß die Blattepidermismerkmale der ältesten fossilen Koniferen mit denen der rezenten, so können wir feststellen, daß die jede fossile Gattung für sich kennzeichnenden Merkmale bei keiner rezenten Konifere in genau der gleichen Kombination wiederkehren. Andererseits begegnen uns in beiden Fällen im großen ganzen dieselben Grundzüge. Kutikularstreifen, Kutikularfalten, Protuberanzen und dergleichen fehlen allen Koniferen und *Taxales*. Faserförmige Epidermiszellen gehören unter den rezenten Epidermen zu den Ausnahmen (Beispiel: *Torreya*) und fehlen bei den ältesten gänzlich. Sowohl bei den rezenten als auch bei den ältesten fossilen Koniferen und *Taxales* herrschen gerade und ebene Antiklinalwände vor, während undulierte und gerippte auf eine kleine Anzahl von Gattungen beschränkt sind. Wie bei sämtlichen geologisch jüngeren Koniferen und *Taxales* gehören die Spaltöffnungsapparate dem haplocheilen Typus an. Während aber vollständig amphizyklische (di- bis ausnahmsweise trizyklische) Apparate unter den heutigen Gattungen und Arten nicht selten sind, fehlen solche durchwegs bei den oberkarbonischen und unterpermischen. Wir haben bei ihnen statt dessen monozyklische oder unvollständig amphizyklische (dizyklische) Apparate, die häufig auf ein und derselben Blattfläche miteinander abwechseln. Die unter den ältesten Koniferen festgestellten Haupttypen sowohl als auch Besonderheiten in der Verteilung der Spaltöffnungen kehren unter den rezenten wieder. Dagegen fehlt jenen im Gegensatz zu gewissen rezenten Formen die Mineralstoffeinlagerung (Kalziumoxalat) der Kutikula oder der Kutikularschichten. Wie bei einigen rezenten Koniferen sind die Blattränder bei den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen häufig feingezähnt, obwohl die Zähne bei den letztgenannten in der basalen Region der Blätter meist stärker haarartig verlängert sind. Diese Zähne gehören zu den Haargebilden oder Trichomen.

Ein besonders für *Lebachia* und *Ernestiodendron* charakteristischer Zug in der Ausbildung der Blattepidermis, die reichliche Behaarung besonders der Blattunterseite, fehlt nicht nur den paläozoischen Cordaiten und, soweit bekannt, fast allen oberpermisch-triassischen, sondern auch den heutigen Koniferen und *Taxales*. Die Haare der erstgenannten Gattungen haben auf den Blattflächen durchgehends einzellige Haarkörper, die durch eine Querwand von ihrer Fußzelle (Haarbasis) getrennt sind, während bei *Walkomiella* etwas weniger primitive, 1—3-zellige, obwohl immer noch einzellreihige Haarkörper nachgewiesen sind, bei denen die einzelnen, gleichgestalteten Zellen durch gerade Querwände voneinander getrennt sind. Die Haare auf den Blattflächen der paläozoischen Koniferen haben überall den Charakter von einfachen, zylinderförmigen, nicht-sezernierenden, persistenten Deckhaaren. Besondere Haarnebenzellen fehlen. Die Haarfußzellen sind klein, während die umgebenden gewöhnlichen Epidermiszellen mehr oder weniger groß sind.

In bezug auf die rezenten Koniferen und *Taxales* wurde früher behauptet, daß Haare an ihren Blättern vollständig fehlen. Man glaubte also, daß diese Klassen bezüglich der Fähigkeit, Haare zu bilden, wesentlich von anderen Pflanzengruppen abwichen. VON TUBEUF (1896), der den Haarbildungen der rezenten Vertreter der Klassen eine zusammenfassende Darstellung gewidmet hat, ist jedoch zu der Auffassung gekommen, daß Haarbildungen an allen ihren Organen vorkommen. Was die assimilierenden typischen Blätter betrifft, so

bezieht er sich dabei auf die Haargebilde (Zähne) der Blattränder, wie sie auch bei Jugendblättern und Kotedonen gebildet werden, ferner auf die besonderen, haarähnlich verlängerten Zellen in den Spaltöffnungsstreifen von *Sciadopitys* und *Torreya*, die kräftigere Haarbildung an den *Chermes*-Gallen der Fichten, die Fadenhaare an den die Knospen deckenden Nadeln einiger Fichten- und Tannenarten sowie endlich auf solche von mir als Kutikularpapillen bezeichneten Gebilde, die in der Umgebung der Spaltöffnungen besonders bei Taxaceen, gewissen Taxodiaceen und Cupressaceen auftreten. Es steht aber fest, daß die besonders für *Lebachia* und *Ernestiodendron* bezeichnende Behaarung der Folgeblätter bei keiner der rezenten Koniferen und *Taxales* anzutreffen ist. Abgesehen von den Blatträndern und -kanten sind die Folgeblätter bei diesen im eigentlichen Sinne unbehaart, wovon schon die meiner Arbeit vom Jahre 1931 beigegebenen zahlreichen photographischen Abbildungen von Epidermispartien überzeugen. In dieser Hinsicht nehmen also *Lebachia* und *Ernestiodendron* tatsächlich eine Sonderstellung im Vergleich mit sämtlichen rezenten und fast allen bisher hinsichtlich der Epidermisstruktur untersuchten fossilen Koniferen und *Taxales* ein<sup>12)</sup>.

## Morphologie der Reproduktionsorgane.

### Verteilung der Geschlechter.

Die Samenpflanzen haben entweder eingeschlechtige „Blüten“ oder Zwitter-„Blüten“, die sowohl innerhalb des Individuums als auch der Art verschieden verteilt sein können. Die Frage, ob diese oder jene Anordnung die ursprüngliche sei, hat viel Diskussion veranlaßt. Nach CORRENS (1928, p. 26; vgl. ENGLER 1926, p. 159, und GOEBEL 1928, p. 151) soll in bezug auf die Verteilung der Sporophylle bei gemischtgeschlechtigen Blütenpflanzen das gewöhnliche und phylogenetisch ursprüngliche Verhalten das sein, daß beiderlei Organe in derselben Blüte vereinigt sind, und daß zuerst die Staubblätter, dann die Fruchtblätter gebildet werden. Aus solchen zwittrigen Blüten sollen dann eingeschlechtige entstanden sein, indem die eine oder die andere Art von Sporophyllen funktionsunfähig und mehr oder weniger weitgehend unterdrückt wurde. Es muß jedoch diese Frage bei jeder Pflanzengruppe für sich gestellt und beantwortet werden. Man ist also nicht ohne weiteres berechtigt, das Verhalten gewisser rezenten Angiospermen schematisch auf die Gymnospermen zu übertragen. „Wenn man die Annahme der ursprünglichen Zwitterigkeit auf die Gymnospermenblüten im allgemeinen (außer gewissen Gnetaceen) ausdehnt, so ist das“, bemerkt GOEBEL (1932, p. 1730), „eine auf sehr schmaler Grundlage ruhende Vermutung.“ Man hat in diesem Zusammenhang großes Gewicht darauf gelegt, daß amphisporangiate Zapfen („Zwitterblüten“) bei rezenten monözischen Koniferen nicht selten als Abnormitäten ausgebildet werden. GOEBEL (loc. cit., p. 1733) schließt daraus, daß die sexuelle Differenzierung innerhalb der getrenntgeschlechtigen Zapfen umschlagen kann, so daß also männliche Blüten weiblich und weibliche Blüten männlich werden. GOEBEL warnt aber, wie wir sehen werden, mit Recht davor, weittragende Schlüsse aus derartigen Organverlagerungen zu ziehen.

Nach CHAMBERLAIN (1935, p. 275) zeigt die Geschlechterverteilung bei den Koniferen einschließlich der *Taxales* alle Stufen von als zufällige Abnormitäten auftretenden amphisporangiaten Zapfen und Monözie bis zur vollständigen Trennung der Geschlechter in ausgeprägte Diözie. Monözie zeigen Pinaceen, Taxodiaceen,

<sup>12)</sup> Die südamerikanische alttertiäre Konifere *Coronelia Molinae* FLORIN (FLORIN 1940 c, p. 20) hat zwei- bis mehrzellige Haarkörper auf der Unterseite der Laubblätter. Diese weichen aber sowohl morphologisch als auch in ihrer Verteilung von denen der *Lebachia*- und *Ernestiodendron*-Arten ab.



die meisten Cupressaceen, *Agathis australis* (LAMB.) STEUD. und *Araucaria Bidwillii* Hook., nebst *Saxegothaea* und einigen *Phyllocladus*- und *Dacrydium*-Arten, während *Fitzroya*, *Diselma*, *Arceuthos*, *Juniperus* (bisweilen jedoch monözisch), die meisten Araucariaceen, Cephalotaxaceen (mit einzelnen Ausnahmen), Taxaceen (gewisse Fälle ausgenommen; vgl. z. B. PENZIG 1922, p. 516, über *Taxus baccata* L. und DUPLER 1919, p. 349, über *Taxus canadensis* MARSH.) und die meisten Podocarpaceen diözisch sind. Die Mehrzahl der rezenten Koniferen sind also monözisch. CHAMBERLAIN (loc. cit., pp. 275, 277) fährt fort:

„In the plant kingdom, from the algae to the highest dicotyls, the course of evolution shows a progressive separation of the sexes, with such intermediates and mixtures that the dioecious condition is evidently the goal. As far as this single feature is concerned, the dioecious species are later developments than the monoecious; or rather, they have progressed farther along this line of evolution. ... — Bisporangiate strobili are always described as teratological. In the evolution of sex there is a constant tendency to wider and wider separation, so that the theoretical series would be bisporangiate strobili, monosporangiate strobili with both sexes on the same plant (monoecism), and, finally, monosporangiate strobili on different plants (dioecism).“

CHAMBERLAIN ist offenbar geneigt, das gelegentliche Auftreten amphisporangiaten Zapfen bei rezenten monözischen Koniferen als Andeutung einer ursprünglichen Stufe in der Geschlechterverteilung bei den Koniferen einschließlich der *Taxales* zu erblicken. Derselben Auffassung ist CHURCH (1920, p. 8):

„Though there may be now no definite evidence of the 'hermaphrodite' condition among Conifers, the primitive presentation of both micro- and mega-regions may be assumed from the evidence of the general progression of heterosporous in the Pteridophyte series of *Equisetaceae* (fossil) and *Selaginella*; while the fact that such hermaphrodite flowers obtained among *Cycadeoidea* (fossil), and that a relic may be traced in the living *Welwitschia*, is sufficiently suggestive of the view that the monoecism of the modern Conifer is a phenomenon of secondary reduction, and the expression of the enfeebled nutrition of the types; just as the further progression to dioecism (*Taxus*, *Juniperus*) further exaggerates the separation of the two forms of spore, and in the limit may tend to increase the out-put of cross-fertilized seeds.“

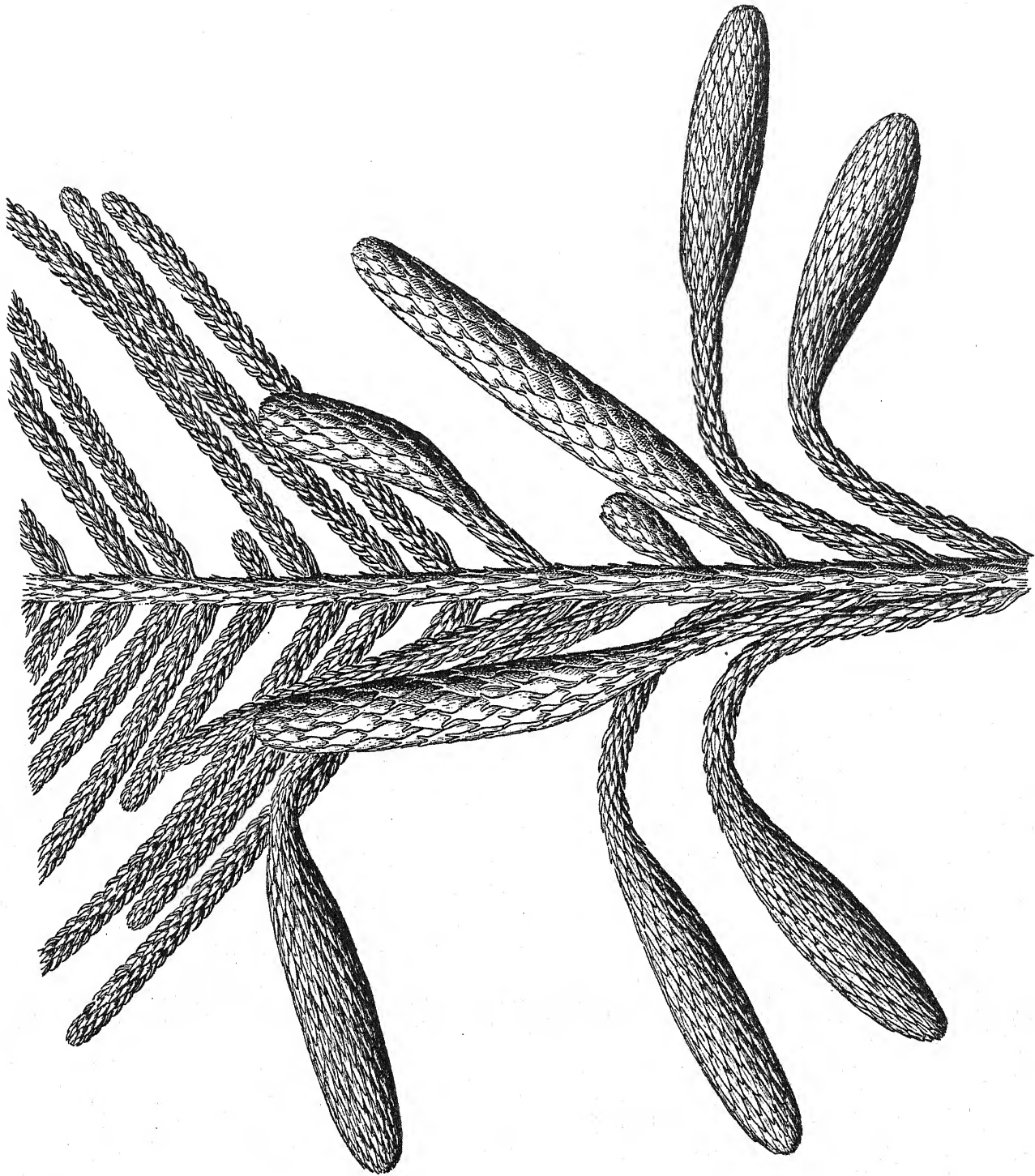
Noch ein Autor sei in diesem Zusammenhang zitiert, nämlich WIELAND (1935, p. 85):

„Hence the greater likelihood is that the amphisporangiate growths are the relicts of the ages and were far more abundant and characteristic in earlier rather than later conifer history — that they once were of simpler organization than now, that anciently there actually were present the simple elements of flowers. Such a conception becomes logical now that conifer history is seen to extend back to the Carboniferous, the times of seed ferns and of the beginning of the great race of flowering cycadeoids.“

Diese von CHAMBERLAIN, CHURCH, WIELAND u. a. vertretene Auffassung von der primären und sekundären Geschlechterverteilung bei den Koniferen und *Taxales* ist aber nicht haltbar. Obwohl anzunehmen ist, daß auch bei dieser Pflanzengruppe Monözie einen ursprünglicheren Zustand darstellt als Diözie, entbehrt doch die Annahme, daß die eingeschlechtigen Zapfen phylogenetisch aus „Zwitterblüten“ entstanden wären, jeder Unterlage.

So hat PARKIN (1923, p. 53) hervorgehoben, daß wir keine beweiskräftigen Stützen für die Auffassung besitzen, daß Koniferen — und Cordaiten — jemals amphisporangiate Zapfen gehabt hätten. Die zufällig bei gewissen rezenten Formen nachgewiesenen amphisporangiaten Zapfen sind nach ihm nur teratologischer Natur.

In letzter Zeit ist besonders ZIMMERMANN gegen die Annahme der ehemaligen Existenz von primitiven Zwitterblüten bei den Koniferen aufgetreten. Er betont (ZIMMERMANN 1930, p. 229, und 1933, p. 365), daß alle ins Paläozoikum zurückreichenden Samenpflanzengruppen, einschließlich der primitiven Pteridospermen, eingeschlechtige Blüten besitzen und daß daher für die meisten von ihnen kein Zweifel darüber besteht, daß ursprünglich ein Zusammenschluß zu eingeschlechtigen Blüten erfolgte. Bei den Koniferen, *Taxales*, Corda-



Textabb. 28. Wiederherstellung der basalen Partie eines fertilen Sproßsystems von *Lebachia piniformis* var. *Sohnsi* mit untereinander gemischt-auf tretenden, hängenden männlichen und aufrechten weiblichen Zapfen, alle einzeln terminal an beblätterten Seitensprossen stehend, welche den vegetativen Seitenzweigen letzter Ordnung entsprechen (vgl. Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 7). – 9/10.





iten und *Ginkgoales* herrschten immer eingeschlechtige Blüten vor, weshalb keinerlei Anlaß zu der Annahme vorhanden ist, daß sie in einer uns unbekannten vorübergehenden Periode Zwitterblüten gehabt hätten. Die amphisporangiaten Zapfen gewisser rezenten Koniferen sind also keine Rückschlagerscheinungen, sondern bloße Anomalien, die durch die gelegentlich eintreffende geschlechtliche Umstimmung des Vegetationspunktes bei dem Gesamtsporangienstand zustande gekommen sind. Für die Klärung der primären Geschlechterverteilung bei den Koniferen ist es durchaus belanglos, wie sich die Pteridophyten heutzutage verhalten und sich in früheren geologischen Zeiten verhalten haben, ebenso auch daß Zwitterblüten innerhalb der *Bennettitales* und andeutungsweise bei den *Gnetales* nachgewiesen sind. Wie ZIMMERMANN auch bemerkt, handelt es sich in diesen Fällen, wie bei den Angiospermen, um mehr oder weniger spät differenzierte, mit den Koniferen und *Taxales* nicht näher verwandte Kormophytenklassen, wozu kommt, daß die geologisch ältesten *Bennettitales* durch eingeschlechtige Blüten statt Zwitterblüten gekennzeichnet waren. Nach ZIMMERMANN spricht die paläobotanische Überlieferung für eine allmähliche sekundäre Herausbildung der heute unter den Kormophyten vorherrschenden Zwitterblüte aus der eingeschlechtigen Blüte.

Wenigstens was die Gymnospermen im allgemeinen und insbesondere die Koniferen und *Taxales* betrifft, schließe ich mich der Auffassung ZIMMERMANN's unbedingt an. Soweit mir bekannt ist, sind in dem bisher vorliegenden fossilen Koniferenmaterial noch keine amphisporangiaten, sondern ausschließlich monosporangiate, d. h. weibliche bzw. männliche Zapfen angetroffen. Diese Tatsache läßt sich keineswegs durch einen Hinweis auf die Spärlichkeit und meist unbefriedigende Erhaltung des fossilen Materials erklären, da fossile Koniferenzapfen oberkarbonischen bis tertiären Alters aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen vorliegen und solche in vielen Fällen eine mehr oder weniger eingehende Untersuchung erlaubt haben. Außerdem wäre unter der Annahme einer allmählichen Differenzierung der eingeschlechtigen Zapfen aus gemischtgeschlechtigen anzunehmen, daß die älteren Vertreter der Klasse häufiger als die rezenten amphisporangiate Zapfen aufweisen würden. Dies trifft aber offenbar nicht zu. Im Gegenteil kennen wir, wie ZIMMERMANN hervorhebt, aus dem Paläozoikum und Altmesozoikum (vor dem Keuper) überhaupt keine zwitterblütigen Samenpflanzen.

Die in der vorliegenden Arbeit gemachten Befunde an den ältesten bekannten Koniferen aus dem Oberkarbon und dem unteren Perm bestätigen die Auffassung von ZIMMERMANN. Auch diese Koniferen haben weibliche und männliche, also monosporangiate Zapfen, dagegen keine amphisporangiaten. Dasselbe gilt für die oberpermischen Gattungen *Pseudovoltzia* und *Ullmannia* sowie für die triassischen „Voltzien“. Dieses Ergebnis zeigt die Untersuchung eines verhältnismäßig reichen Materials. Der innere Bau der Zapfen war zwar wegen des ungeeigneten Erhaltungszustandes nur in recht wenigen Fällen dem Studium zugänglich. Weibliche und männliche Zapfen sind aber auch bei den ältesten Koniferen sogar äußerlich einander so unähnlich, daß das Vorhandensein eines amphisporangiaten Zapfens auch ohne Kenntnis seines feineren Baues entdeckt oder wenigstens vermutet werden könnte. Bezeichnend für Beschaffenheit und Umfang des in diesem Zusammenhang vorliegenden Untersuchungsmaterials ist die Tatsache, daß eine andere, bei rezenten Koniferen auch nur gelegentlich vorkommende Erscheinung, nämlich durchwachsene weibliche Zapfen, sowohl bei einer *Lebachia*-Art (Taf. LIII/LIV, Abb. 5), *Ernestiodendron filiciforme* (Taf. CXV/CXVI, Abb. 9) und *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica* (Taf. CXLIX/CL, Abb. 13) als auch bei *Pseudovoltzia Liebeana* aus dem Zechstein von Gera in Sachsen (Exemplar im Manchester Museum, Manchester, England) und bei *Voltzia heterophylla* (WILLS 1910, p. 291, Taf. XIX, Abb. 2) nachgewiesen werden konnte. Wir sind also berechtigt anzunehmen, daß die Getrenntgeschlechtigkeit der Zapfen bei den Koniferen ein ursprüngliches Organisationsmerkmal darstellt, das diese Klasse — von ausnahmsweise auftretenden, anomalen Veränderungen abgesehen — bis in die heutige Zeit charakterisiert.

Wie CORRENS (1928, p. 2) betont, liegt aber der Hauptunterschied der Geschlechterverteilung darin, ob das Individuum beiderlei Keimzellen hervorbringt oder nur einerlei und dann getrenntgeschlechtlich ist. Diözie wird allgemein als höher organisierte Stufe angesehen und die Reihe Monözie-Diözie also als Progression aufgefaßt.

Ob nun die ältesten Koniferen alle monözisch waren, oder ob vielleicht schon bei ihnen Diözie aufgetreten ist, läßt sich nicht sicher entscheiden, da die weiblichen und männlichen Zapfen in der Regel an verschiedenen, vom Stamme getrennten lateralen Sproßsystemen gefunden worden sind. Die einzige Ausnahme von dieser Regel stellt das in Abb. 7, Taf. XXVII/XXVIII, und Textabb. 28 dargestellte, fertile laterale Sproßsystem von *Lebachia piniformis* var. *Solmsii* dar, das weibliche und männliche Zapfen untereinander gemischt trägt, was Monözie bei dieser Form beweist. Dieser Fall deutet darauf, daß auch die übrigen Lebachien und vielleicht auch *Ernestiodendron* monözisch waren. Da außerdem Monözie mit getrenntgeschlechtigen Zapfen bei paläozoischen Cordaiten nachgewiesen ist (GRAND'EURY 1877, p. 226, Taf. XXV, Abb. 3), so dürfte diese Art der Geschlechterverteilung innerhalb des betreffenden Gymnospermenkomplexes als ursprüngliches und vom Anfang an endgültig fixiertes Organisationsmerkmal zu betrachten sein. Wie die Ginkgophyten sich in älteren geologischen Zeiten verhalten haben, ist dagegen noch unbekannt. Ihr einziger Nachfahre, *Ginkgo biloba* L., hat — ähnlich einer Minderheit von rezenten Koniferen — die diözische Stufe erreicht.

### Stellung der weiblichen Zapfen.

Für die Beurteilung der Stellungenverhältnisse der weiblichen Zapfen bei den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen steht folgendes Material zur Verfügung:

#### *Lebachia piniformis*

- Taf. VII/VIII: Abb. 6, 8—11  
 „ XI/XII: Abb. 4  
 „ XXIII/XXIV: Abb. 8 (vgl. Textabb. 27 B)

#### *Lebachia piniformis* var. *Solmsii*

- Taf. XXVII/XXVIII: Abb. 7 (vgl. Textabb. 28)

#### *Lebachia piniformis* var. *magnifica*

- Taf. XXVII/XXVIII: Abb. 10  
 „ XXIX/XXX: Abb. 6—7

#### *Lebachia parvifolia* (?)

- Taf. XXXV/XXXVI: Abb. 10

#### *Lebachia Goepfertiana* (?)

- Taf. XLV/XLVI: Abb. 12, 15

#### *Lebachia garnettensis* (?)

- Taf. LIII/LIV: Abb. 5

#### *Lebachia frondosa*

- Taf. LXXXI/LXXXII: Abb. 10—11

#### *Lebachia hypnoides*

- Taf. XCVII/XCVIII: Abb. 15—16  
 „ XCIX/C: Abb. 10, 17—18  
 „ CI/CII: Abb. 2 (vgl. Textabb. 30 b), 9  
 „ CVII/CVIII: Abb. 2, 23  
 „ CIX/CX: Abb. 7, 9, 15, 18

#### *Walchia (Lebachia?) Schlotheimii*

- Taf. CXXVII/CXXVIII: Abb. 18  
 „ CXXIX/CXXX: Abb. 2

#### [*Walchiostrobus (Lebachia?) elongatus*]

- Taf. CLV/CLVI: Abb. 6—7].

#### *Ernestiodendron filiciforme*

- Taf. CXV/CXVI: Abb. 9—10  
 „ CXVII/CXVIII: Abb. 19—20  
 „ CXIX/CXX: Abb. 22, 24

#### *Walchia (Ernestiodendron?) Arnhardtii*

- Taf. CXLV/CXLVI: Abb. 2

#### *Walchia (Ernestiodendron?) germanica*

- Taf. CXLVII/CXLVIII: Abb. 11  
 „ CXLIX/CL: Abb. 1, 5, 9

Die in dieser Liste genannten Koniferen lassen sich in bezug auf die Stellung der weiblichen Zapfen in zwei Gruppen zerlegen:

- I. ♀-Zapfen einzeln endständig (und mehr oder weniger aufrecht) an Sprossen, die den vegetativen Seitenzweigen letzter, d. h. zweiter Ordnung in Stellung, Dimensionen und Beblätterung entsprechen.

*Lebachia piniformis*  
 „ „ var. *Solmsii*  
 „ „ „ *magnifica*  
 „ *Goeppertiana* (?)  
 „ *garnettensis* (?)  
 „ *frondosa*  
*Walchia* (*Lebachia*?) *Schlotheimii*

- II. ♀-Zapfen einzeln endständig (und aufrecht) an Sprossen, die den vegetativen Seitenzweigen vorletzter, d. h. erster Ordnung in Stellung, Dimensionen und Beblätterung entsprechen.

*Lebachia parvifolia* (?)  
 „ *hypnoides*  
 [*Walchiostrobus* (*Lebachia*?) *elongatus*]  
*Ernestiodendron filiciforme*  
*Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii*  
 „ ( „ ?) *germanica*

Nach HAUSER (1932, p. 17) kann die Blütenverteilung bei den Koniferen weitgehend aus der Polarität, d. h. der longitudinalen Symmetrie abgeleitet werden, wie sie sich in der Verteilung und der Kräftigkeit der vegetativen Triebe äußert. Blüten und Zapfen sollen häufig den schwächsten vegetativen Seiten- und Endtrieben entsprechen, indem sie sich an kräftigen Achsen im unteren Teil eines seitlichen Haupttriebes unter den nach oben hin immer kräftiger werdenden Seitentrieben finden. An den schwächeren Achsen stehen sie dagegen oben seitlich oder schließlich terminal. Nach HAUSER entsprechen endlich die weiblichen Zapfen kräftigeren Trieben als die männlichen Blüten und treten daher, wenn sie sich gemeinsam an einem seitlichen Haupttrieb finden, immer über ihnen auf.

Wenn zunächst von dem Verhalten der *Lebachia piniformis* var. *Solmsii* abgesehen wird, so scheint — Monözie vorausgesetzt — eine gewisse „Schichtung“ in der sexuellen Ausbildung an den *Lebachia*- und *Ernestiodendron*-Bäumen hervorgetreten zu sein, da gemischtgeschlechtige laterale Sproßsysteme fehlen. In Übereinstimmung mit HAUSER's Angaben zeigen diejenigen Arten, bei denen die weiblichen Zapfen an vegetativen Seitenzweigen zweiter Ordnung entsprechenden Sprossen stehen, meist eine basalwärts verlegte fertile Region des zapfentragenden Sproßsystems, über welcher typisch gestaltete, vegetative Seitenzweiglein ausgebildet sind (Taf. VII/VIII, Abb. 8; Taf. XXIII/XXIV, Abb. 8; Taf. XXIX/XXX, Abb. 7)<sup>18)</sup>. In der Regel dürften dabei fertile und sterile Region deutlich voneinander getrennt sein, aber wie aus Abb. 7, Taf. XXIX/XXX, ersichtlich ist, kommen auch Fälle vor, wo ein vegetativer Seitenzweig zwischen zwei weiblichen Zapfen eingeschoben ist. Bei dem in Abb. 6, Taf. XXIX/XXX, dargestellten Exemplar sind einzelne vegetative Seitenzweige sogar unter den weiblichen Zapfen aufgetreten. Andererseits scheinen bei dem in Abb. 2, Taf. CXXIX/CXXX, abgebildeten, sehr kräftigen lateralen Sproßsystem von *Walchia* (*Lebachia*?) *Schlotheimii* seiner ganzen Länge nach die vegetativen Seitenzweige letzter oder zweiter Ordnung durch zapfentragende Sprosse ersetzt zu sein. Obwohl also in bezug auf die Stellung der weiblichen Zapfen eine basalwärts verlegte Region der lateralen Sproßsysteme bevorzugt ist, so dürfte diese Erscheinung nur für einzelne Arten fixiert sein. Bei anderen ist die fertile Region distalwärts mehr oder weniger ausgedehnt, ohne daß dies, wie HAUSER für

<sup>18)</sup> Die seitlichen Gebilde des in Abb. 39, Taf. CLI/CLII, dargestellten, *Gomphostrobus*-Blätter tragenden Sproßsystems stellen wahrscheinlich junge weibliche Zapfen dar.



gewisse rezente Koniferen angibt, mit einer schwächeren Ausbildung des betreffenden Sproßsystems zusammenhängt. Außerdem ist gegenüber der Auffassung HAUSER's anzuführen, daß die basalen zapfentragenden Seitenzweige der Lebachien zwar immer weit kürzer, aber andererseits häufig kräftiger als die distalen vegetativen Seitenzweige an demselben lateralen Sproßsystem ausgebildet sind. Die Ernährungsverhältnisse sind also hier wenigstens ebenso gut oder besser als weiter distalwärts. Dagegen treten fertile Seitenzweige ähnlich den Verzweigungen der rein vegetativen lateralen Sproßsysteme erst in einiger Entfernung von der Basis der relativen Hauptachse selbst auf, die stets eine mehr oder weniger kurze Strecke unverzweigt geblieben sein dürfte (vgl. was S. 372 über die mesotone Förderung in der seitlichen Verzweigung der „Walchien“ gesagt ist).

Mit Rücksicht auf die Ergebnisse HAUSER's ist außerdem die gegenseitige Anordnung der weiblichen und männlichen Zapfen an ein und demselben lateralen Sproßsystem von *Lebachia piniformis* var. *Solmsii* von Interesse (vgl. Textabb. 28). Die männlichen Zapfen entsprechen hier im Gegensatz zu den Angaben des genannten Autors für gewisse rezente Koniferen gleich oder fast gleich kräftigen Seitentrieben wie die weiblichen und treten unter diesen gemischt auf. In dem abgebildeten Falle haben wir folgende Anordnung der Seitenzweige am Seitenast von der apikalen Region basalwärts:

Linke Flanke.

Zahlreiche vegetative Seitenzweige;  
Seitenzweig mit endständigem, hängenden männlichen  
Zapfen;  
desgleichen;  
Seitenzweig mit endständigem, aufrechten weiblichen  
Zapfen;  
Seitenzweig mit endständigem, hängenden männlichen  
Zapfen;  
unverzweigte Basalregion.

Rechte Flanke.

Zahlreiche vegetative Seitenzweige;  
Seitenzweig mit endständigem, aufrechten weiblichen  
Zapfen;  
? (hier vielleicht ein Zweig weggefallen);  
Seitenzweig mit endständigem, aufrechten weiblichen  
Zapfen;  
desgleichen;  
Seitenzweig mit endständigem, hängenden männlichen  
Zapfen;  
desgleichen;  
unverzweigte Basalregion.

Auf beiden Flanken des Seitenastes beginnt die Reihe der seitlichen Verzweigungen am Grunde mit männlichen Zapfen, denen außerdem auf der rechten Seite in Übereinstimmung mit der These HAUSER's weibliche Zapfen folgen. Auf der linken Seite steht gleichfalls nach dem ersten männlichen Zapfen ein weiblicher. Oberhalb desselben folgen aber wiederum männliche, was mit der etwa gleich kräftigen Entwicklung aller fertilen Seitenzweige im Einklang steht.

Die weibliche Zapfen tragenden Zweiglein der Lebachien stehen wie die Laubzweiglein meist alternierend bis fast opponiert und streng zweizeilig in den Achseln flankenständiger Laubblätter. Auf den Gesteinsflächen scheinen auch sie meist in einer Ebene ausgebreitet gewesen zu sein. Nach der Richtung der Zapfenachsen besonders bei dem in Textabb. 28 dargestellten Exemplar zu urteilen — verglichen mit der der männlichen Zapfenachsen — kann man aber annehmen, daß die weiblichen im Leben negativ geotropisch und also allgemein mehr oder weniger aufgerichtet waren. Meist dürften die beiden Flanken eines fertilen lateralen Sproßsystems etwa gleichmäßig verzweigt und ausgebildet gewesen sein. Die fertilen Zweiglein sind stets weit länger als das entsprechende Glied ihrer Mutterachse.

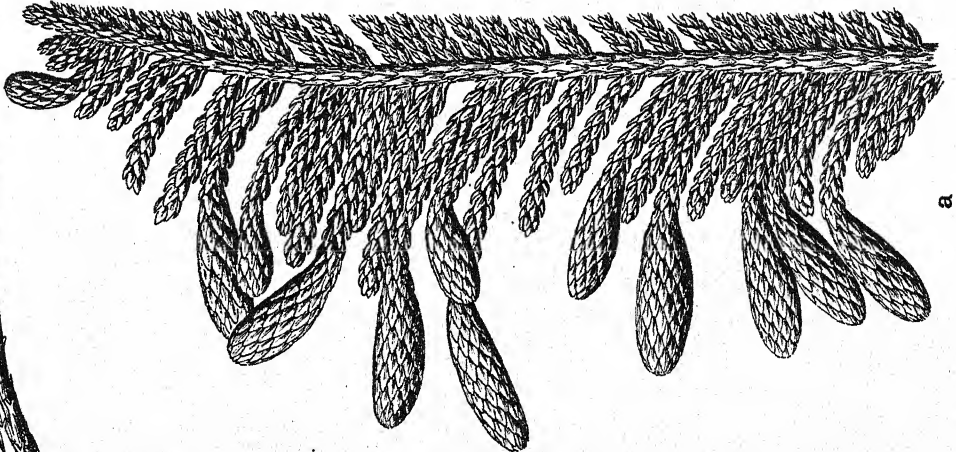
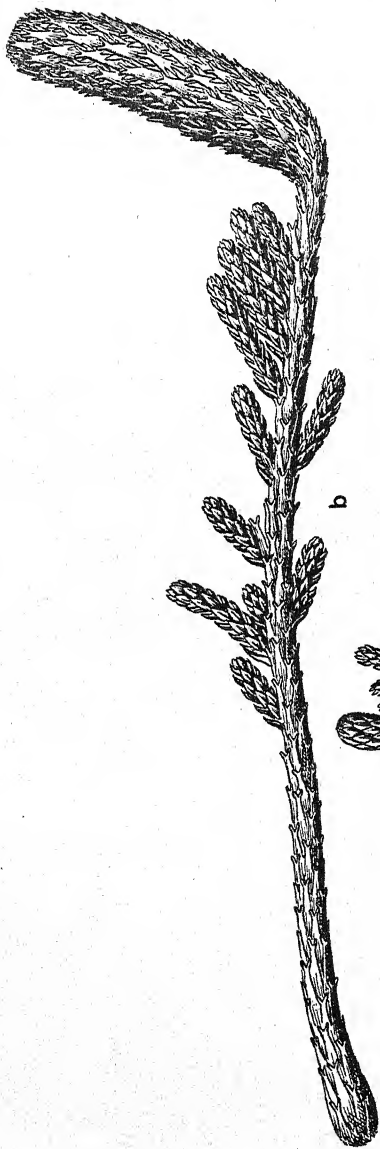
Endlich sei darauf aufmerksam gemacht, daß die weibliche Zapfen tragenden Seitenzweige zweiter Ordnung — obwohl stets kürzer als die Laubzweiglein an ein und demselben lateralen Sproßsystem — in der Länge innerhalb der Art, des Individuums und sogar des Sproßsystems stark variieren können. Man vergleiche z. B. Abb. 6, Taf. VII/VIII, Abb. 4, Taf. XI/XII, und Abb. 7, Taf. XXIX/XXX, mit Abb. 1, Taf. XIX/



Textabb. 29. Ein junges, weibliche Zapfen in verschiedenen Entwicklungsstadien tragendes Exemplar von *Araucaria columnaris* (FORST.) HOOK. im „Temperate House“ der Royal Botanic Gardens bei Kew (Surrey) nahe London (nach SEWARD und FORD 1906, p. 328, Textabb. 12, und CLINTON, BAKER und JACKSON 1935, Taf. 32).

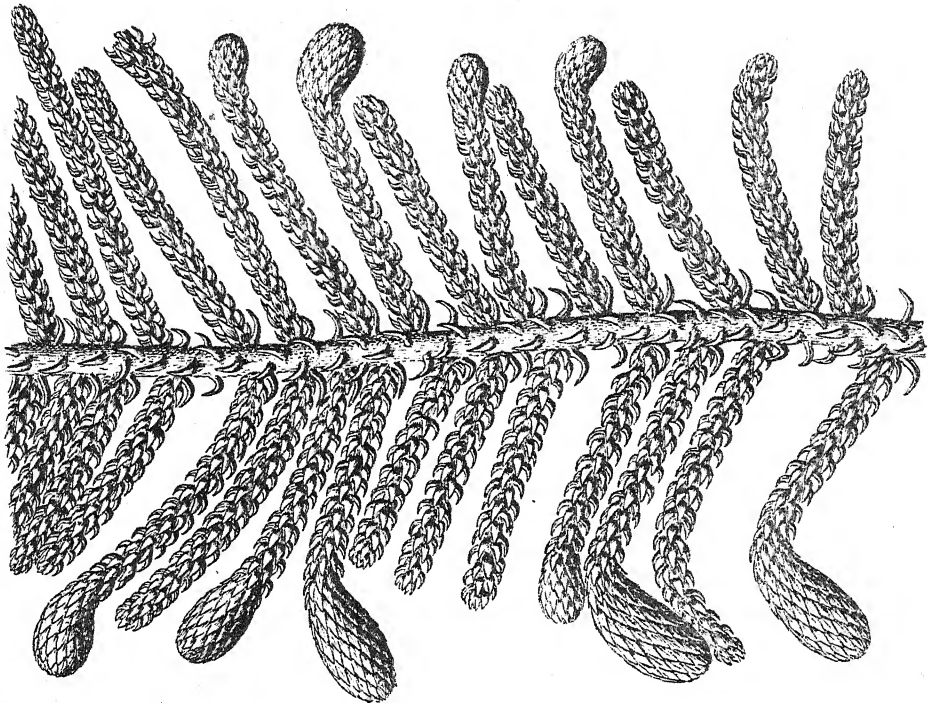






Textabb. 50.

- a. Wiederherstellung eines lateralen Sproßsystems von *Lebachia hypnoides*, das einzeln terminal an behäuterten Seitenzweigen letzter Ordnung gestellte, meist etwas hängende männliche Zapfen trägt (vgl. Taf. XCIX/C, Abb. 14). -- 1/1.
- b. Wiederherstellung eines lateralen Sproßsystems von *Lebachia hypnoides* mit einem terminal an der Sproßachse vorletzter Ordnung gestellten, aufwärts gerichteten weiblichen Zapfen (nach Taf. CI/CII, Abb. 2, in bezug auf das Aussehen der Zapfenoberfläche mit Taf. CVII/CVIII, Abb. 25, verglichen). -- 1/1.



Textabb. 51. Wiederherstellung der mittleren Partie eines lateralen Sproßsystems von *Ernestiodendron filiciforme*, das einzeln terminal an behäuterten Seitenzweigen letzter Ordnung gestellte, meist hängende männliche Zapfen trägt (vgl. Taf. CXXIII/CXXIV, Abb. 1). -- 1/1.



XX, und Abb. 7, Taf. XXVII/XXVIII. In jenen Fällen geht das Zweiglein fast unmittelbar in den Zapfen über, und an seiner Basis finden sich nur ganz wenige einfachspitzige Laubblätter. Bei den übrigen erwähnten Exemplaren ist das fertile Zweiglein über eine weitere Strecke hin mit einfachspitzigen Laubblättern bedeckt. Bei dem in Abb. 8, Taf. XXIII/XXIV, dargestellten Sproßsystem werden die zapfentragenden Zweiglein distalwärts immer kürzer. Ähnlichen Schwankungen ist die Länge der Zapfen selbst unterworfen.

Im großen ganzen dürften die weibliche Zapfen tragenden lateralen Sproßsysteme der meisten *Lebachien* etwa den entsprechenden Sproßsystemen von *Araucaria columnaris* (FORST.) HOOK. in Textabb. 29 ähnlich ausgesehen haben, obwohl die Dimensionen der Achsen und Zapfen andere waren. Von dem obersten Astquirl des betreffenden jungen Baumes abgesehen — wo weibliche Zapfen weiter distalwärts auftreten — werden diese einzeln terminal an basalen, flankenständigen, aber aufgerichteten, kräftigen, kurzen Seitenzweiglein getragen. Bei den *Lebachien* war jedoch die Zahl der Zapfen je Sproßsystem offenbar größer als bei dem abgebildeten Exemplar von *Araucaria*.

Die Stellung der weiblichen Zapfen terminal an beblätterten, flankenständigen Seitenzweigen zweiter Ordnung ist für mehrere *Lebachia*-Arten charakteristisch. Wir wissen aber, daß wenigstens zwei Arten sich anders verhalten haben. Der aller Wahrscheinlichkeit nach zu *L. parvifolia* gehörende und in Abb. 10, Taf. XXXV/XXXVI, dargestellte Zapfen steht statt dessen terminal an einer unverzweigten Seitenachse erster (vorletzter) Ordnung, was aus der Art der Beblätterung dieser Achse (*Gomphostrobos*) und ihrer Dicke im Verhältnis zu der der Laubzweiglein ersichtlich ist. Dieselbe Stellung haben die weiblichen Zapfen von *Lebachia hypnoides*. Besonders deutlich zeigt dies das in Abb. 2, Taf. CI/CII, und Textabb. 30 a abgebildete Sproßsystem, dessen Hauptachse außer dem terminalen weiblichen Zapfen auch einige kurze Laubzweiglein trägt. In Abb. 16, Taf. XCVII/XCVIII, haben wir offenbar einen jungen Zapfen in derselben Stellung vor uns. Es liegen aber auch Exemplare in recht großer Zahl vor, wo keine Laubzweiglein von der zapfentragenden Achse ausgehen. Aus der Ähnlichkeit, die auch diese Achsen mit den Sproßachsen vorletzter Ordnung der vegetativen lateralen Sproßsysteme in der Beblätterung zeigen, schließe ich, daß *L. hypnoides* außer den reich verzweigten vegetativen bzw. männlichen (siehe unten) Sproßsystemen mehr oder weniger spärlich verzweigte bis ganz unverzweigte weibliche laterale Sproßsysteme besessen hat, die in extremen Fällen von jenen habituell stark abwichen. (*L. parvifolia* dürfte sich ebenso verhalten haben.) Sonst müßte man annehmen, daß die weiblichen Zapfen bei *L. hypnoides* beide Stellungen gezeigt haben und daß z. B. die in Abb. 15, Taf. CIX/CX, photographierte beblätterte und zapfentragende Achse einem Laubzweiglein entspricht, was jedoch wegen ihrer Länge und Dicke nicht zutreffen kann. Es ist also wahrscheinlich, daß das Gesamtsproßsystem dieser *Lebachia*-Art stärker differenziert war als bei z. B. *L. piniiformis*. Die weiblichen Zapfen von *L. hypnoides* sind im Leben offenbar aufgerichtet gewesen.

Wie *Lebachia hypnoides* dürfte sich diejenige nicht näher bekannte Konifere verhalten haben, zu der die unter der Bezeichnung *Walchiostrobus elongatus* (Taf. CLV/CLVI, Abb. 6—8) beschriebenen, mit *Gomphostrobus*-Blättern bekleideten, unverzweigten, je einen endständigen weiblichen Zapfen tragenden Sprosse gehören. Höchstwahrscheinlich gilt dies auch in bezug auf die Art, deren weibliche Zapfen als *Walchiostrobus lodevensis* (Taf. CLV/CLVI, Abb. 1—3) bezeichnet wurden.

Während also die *Lebachien* in der Stellung ihrer weiblichen Zapfen zwei verschiedene Typen aufweisen, nämlich einen ursprünglicheren Typus mit einzeln terminal an Seitensprossen zweiter Ordnung stehenden Zapfen und einen fortgeschritteneren Typus, der durch einzelne endständige Zapfen an wenig oder gar nicht verzweigten Seitensprossen erster Ordnung charakterisiert ist, so sind *Ernestiodendron* und die zu dieser Gattung wahrscheinlich gehörenden *Walchia*-Arten



statt dessen einheitlich gestaltet, indem sie, soweit bekannt, alle den letztgenannten Typus vertreten. Die zapfentragende Seitenachse erster Ordnung ist bei *Ernestiodendron filiciforme* nur ausnahmsweise wie an dem in Abb. 9, Taf. CXV/CXVI, dargestellten Exemplar schwach verzweigt, während bei *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* und *W.* (*Ernestiodendron*?) *germanica* nur unverzweigte derartige Achsen nachgewiesen sind, welche in der Art der Beblätterung am nächsten mit den vegetativen Sproßachsen erster oder vorletzter Ordnung übereinstimmen. Diese Artengruppe ist, wie schon erwähnt, in morphologischer Hinsicht überhaupt fortgeschrittener als *Lebachia*. Die in bezug auf die Stellung der weiblichen Zapfen gemachten Befunde stehen damit gut im Einklang.

Was die übrigen oberkarbonischen und unterpermischen Koniferen bzw. koniferenähnlichen Gewächsen betrifft, so sind die Reproduktionsorgane und ihre Stellung noch unbekannt. Somit ist ein entsprechender Vergleich zwischen *Lebachia* und *Ernestiodendron* einerseits und den Gattungen *Buriadia*, *Carpentieria*, *Paleotaxites*, *Lecrosia* und *Paranocladus* andererseits nicht möglich.

An die für *Lebachia hypnoides*, *L. parvifolia* und *Ernestiodendron filiciforme* nebst den an der letztgenannten Konifere habituell sich anschließenden *Walchia*-Arten beschriebenen Stellungsverhältnisse erinnert gewissermaßen die spezialisierte Anordnung der weiblichen „Blütenstände“ der *Cordaitales*. Die Hauptachse dieser Blütenstände stellt häufig gleichfalls eine Seitenachse erster Ordnung dar, die unmittelbar achselständig ist oder etwas oberhalb des entsprechenden Tragblattes ausgeht, aber im Gegensatz zu den weiblichen Sprossen der soeben genannten Koniferen der Laubblätter gänzlich entbehrt (vgl. GRAND'EURY 1877, p. 226, mit zugehörigen Abbildungen; SCOTT 1918, p. 442, 1919, pp. 8—9, und 1923, p. 279). Einzelne achselständige Infloreszenzen dürften sich nach der Darstellung GRAND'EURY's (loc. cit., Taf. XXII, Abb. 1) auch an ähnlich dem Stamme beblätterten Seitenachsen gefunden haben. Nach einer von demselben Autor (loc. cit., Taf. XXV, Abb. 4) reproduzierten Zeichnung (das Original war allerdings schlecht erhalten) hat es außerdem den Anschein, als ob die weiblichen Blütenstände der Cordaiten bisweilen zu mehreren an einer wohl mit Schuppenblättern versehenen aber laubblattlosen Seitenachse erster Ordnung aufgetreten sein könnten, eine Anordnung, zu der die paläozoischen Koniferen kein Gegenstück bieten.

Was die oberpermischen Koniferen betrifft, so haben *Pseudovoltzia* (H. B. GEINITZ 1880, Taf. V, Abb. 6; FLORIN 1939, p. 559, Textabb. 8a) und *Ullmannia* (H. B. GEINITZ loc. cit., Taf. V, Abb. 9; FLORIN 1939, p. 561, Textabb. 9a) einzeln endständige, aufrechte weibliche Zapfen an verhältnismäßig kräftigen, beblätterten Seitensprossen letzter (zweiter?) Ordnung. Die triassischen „Voltzien“ haben gleichfalls terminal an belaubten Sprossen stehende, aufrechte weibliche Zapfen. Bei *Glyptolepis keuperiana* SCHIMP. stehen sie an Seitensprossen zweiter und dritter Ordnung. Wie ein von mir untersuchtes Exemplar zeigt, verzweigt sich nämlich die laterale fertile Achse zweiter Ordnung kurz vor ihrem Ende und gibt einen kurzen fertilen Seitenzweig (oder auch mehrere) dritter Ordnung ab, die ebenso wie die Achse zweiter Ordnung einen terminalen weiblichen Zapfen erzeugt (vgl. SCHIMPER 1870—1872, p. 244, FRENTZEN 1922, p. 64, und KRÄUSEL 1938, p. 39). Dieser Typus weicht demnach deutlich sowohl von *Ernestiodendron* als auch von sämtlichen Lebachien ab. Der Mehrzahl dieser ähnlicher ist *V. rigida* BRONGN., deren weibliche Zapfen einzeln terminal und aufrecht an ziemlich kurzen, beblätterten Seitensprossen zweiter oder letzter Ordnung stehen (SCHIMPER u. MOUGEOT 1844, Taf. XIV, Abb. 2; HIRMER 1936, p. 64, Textbeilage H, Abb. 1). Die rhät-liassischen Gattungen *Cheirolepis* SCHIMP. und *Hirmeriella* HÖRHAMMER haben nach HÖRHAMMER (1933, pp. 21, 30) terminal an Seitensprossen nicht näher bestimmter höherer Ordnung stehende weibliche Zapfen. Während die weiblichen Zapfen von *Palissya* ENDL. terminal an kurzen Seitensprossen stehen, die den Laubzweiglein entsprechen (NATHORST 1908, p. 6), dürften die Zapfen von *Stachyotaxus* NATH. (NATHORST loc. cit., p. 12) terminal an Seitensprossen vorletzter Ordnung gestanden haben.

Schon bei den genannten paläozoischen und almesozoischen Koniferen finden wir also recht variable Verhältnisse in dieser Hinsicht, und noch mehr ist das in bezug auf die weit zahlreicheren rezenten Gattungen der Fall. Allen Koniferen gemeinsam aber ist, daß die weiblichen Zapfen normal niemals am Hauptstamm und nur selten an kräftigeren Zweigen terminal gestellt sind.

Während bei *Lebachia* und *Ernestiodendron* der unter dem eigentlichen Zapfen befindliche Teil der reproduktiven Achse dicht mit Laubblättern besetzt ist, die allmählich in die Brakteen der fertilen Region übergehen, so kommt es unter den rezenten Koniferen manchmal vor, daß dieser entweder nur Schuppenblätter trägt oder sogar nur als nackter Stiel entwickelt ist. Ähnlich *Lebachia* verhält sich unter den rezenten Gattungen besonders *Araucaria* Sect. *Eutacta*, von der *A. columnaris* oben zum Vergleich schon erwähnt wurde (Textabb. 29). Von *A. Cunninghamii* SWEET liegt ein Herbarexemplar vor, welches zeigt, daß die weiblichen Zapfen bei dieser Art im Gipfel eines älteren Baumes etwas anders als an dem in Textabb. 29 photographierten jungen Exemplar von *A. columnaris* gestellt sind. Die Zapfen stehen zwar wie zuvor einzeln, terminal und aufgerichtet an normal beblätterten Seitenzweigen, aber diese sind nicht letzter, sondern vorletzter und vorvorletzter Ordnung, was mit der unregelmäßigeren Verzweigung bei dieser Art überhaupt zusammenhängt.

Unter den rezenten Koniferen haben außer *Araucaria* u. a. die Pinaceen manchmal aufgerichtete Zapfenachsen zur Zeit der Bestäubung (vgl. aber LANFER 1933, pp. 14 und 17, in bezug auf *Larix* und *Abies*). Nach GOEBEL (1928, p. 1735) wird diese Stellung bei *Abies* und *Larix* beibehalten, während sich bei *Pinus* und *Picea* die Achse nach der Bestäubung abwärts krümmt. Offenbar haben *Lebachia* und *Ernestiodendron* sich in dieser Hinsicht wie *Abies* und *Larix* verhalten.

### Stellung der männlichen Zapfen.

Für die Beurteilung der Stellungsverhältnisse der männlichen Zapfen bei den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen steht folgendes Material zur Verfügung:

- Lebachia piniiformis*  
Taf. V/VI, Abb. 4, 9 (vgl. Textabb. 27 A), 10—13  
„ IX/X, Abb. 11  
„ XXIII/XXIV, Abb. 6  
„ XXV/XXVI, Abb. 3  
*Lebachia piniiformis* var. *Solmsii*  
Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 7 (vgl. Textabb. 28)  
*Lebachia piniiformis* var. *magnifica*  
Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 9  
*Lebachia Goeppertiana*  
Taf. XLIX/L, Abb. 6  
*Lebachia garnettensis*  
Taf. LI/LII, Abb. 19—21  
*Lebachia laxifolia*  
Taf. LVII/LVIII, Abb. 7  
„ LXI/LXII, Abb. 7  
*Lebachia frondosa*  
Taf. LXXXI/LXXXII, Abb. 12

- Lebachia americana*  
Taf. XCV/XCVI, Abb. 5  
*Lebachia hypnoides*  
Taf. XCV/XCVI, Abb. 21  
„ XCVII/XCVIII, Abb. 3  
„ XCIX/C, Abb. 11, 14 (vgl. Textabb. 30 a), 15  
„ CI/CII, Abb. 7, 13  
„ CV/CVI, Abb. 4  
„ CIX/CX, Abb. 3, 5, 26  
*Walchia (Lebachia?) Schlotheimii*  
Taf. CXXIX/CXXX, Abb. 1  
*Walchia (Lebachia?) Carpentieri*  
Taf. CXXXVII/CXXXVIII, Abb. 3  
*Ernestiodendron filiciforme*  
Taf. CXXIX/CXXX, Abb. 1 (vgl. Textabb. 31)  
*Walchia (Ernestiodendron?) Arnhardtii*  
Taf. CXLIII/CXLIV, Abb. 6

Im Gegensatz zu dem Verhalten ihrer weiblichen Zapfen stehen die männlichen von *Lebachia* und *Ernestiodendron* stets einzeln terminal an beblätterten, streng zweizeiligen, flankenständigen Seitenzweigen zweiter, d. h. letzter Ordnung. Entweder sind die männliche Zapfen tragenden Zweiglein ausschließlich oder wenigstens vorzugsweise in einer basalwärts verlegten Region des lateralen Sproßsystems entwickelt, wie bei *Lebachia piniformis* mit var. *Solmsii* und wahrscheinlich auch var. *magnifica*, oder die männlichen Zapfen treten längs des ganzen Seitenastes auf, wie bei *Lebachia hypnoides* und *Ernestiodendron filiciforme*. Diese Stellung ist mit der der weiblichen Zapfen terminal an Seitenästen verbunden, während bei *L. piniformis* und ihren Varietäten die männlichen und weiblichen Zapfen übereinstimmend stehen. Beide Flanken der Seitenäste eines fertilen Sproßsystems sind meist übereinstimmend ausgebildet. Nebenbei sei bemerkt, daß naturgemäß keine Schlüsse betreffend Morphologie der Zapfen aus diesen Stellungsverhältnissen gezogen werden können, ebensowenig wie in bezug auf die rezenten Kiefern aus der Tatsache, daß bei ihnen die weiblichen Zapfen normal an Stelle von Langtrieben stehen und die männlichen stets Kurztrieben entsprechen (vgl. GOEBEL 1932, p. 1734).

Bei *Lebachia piniformis* var. *Solmsii* alternieren die männliche Zapfen tragenden Seitenzweige mit weiblichen Sprossen, indem beide Geschlechter zusammen an ein und demselben lateralen Sproßsystem zu finden sind. In der Regel kommt aber statt dessen eine mehr oder weniger ausgeprägte Alternanz mit vegetativen Seitenzweigen vor, oder eine kurze, zusammenhängende Reihe von Seitenzweigen letzter Ordnung hat an ihren Spitzen je einen männlichen Zapfen erzeugt. Solche Sprosse weichen in ihrem sterilen Teil in der Regel wenig von benachbarten vegetativen Zweiglein ab. Sie sind ganz ähnlich beblättert und weisen dieselbe Dicke der Sprosse (mit den Laubblättern) auf. Nur bei *Lebachia piniformis* var. *Solmsii* haben die männlichen Seitenzweige im Vergleich mit den vegetativen etwas breitere und stärker aufgerichtete Laubblätter. In den Fällen aber, wo sie auf den Grund der Verzweigungsregion der lateralen Sproßsysteme beschränkt auftreten, sind sie in der Regel kürzer als die darauf folgenden vegetativen Seitenzweige, obwohl die Reduktion ihrer Länge niemals so weit geht wie in bezug auf die weiblichen Seitenzweige der gleichen Art.

Die männlichen Zapfenachsen von *Lebachia*, *Ernestiodendron* und *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* sind in der Regel mehr oder weniger hängend<sup>14)</sup>. Ein Vergleich zwischen Textabb. 27 A und Abb. 6, Taf. XXIII/XXIV, zeigt, daß die Abwärtskrümmung bei *L. piniformis* schon früh einsetzt und dann bis zur Reife der Zapfen beibehalten wird. Die verschiedene Reaktion der weiblichen und männlichen Zapfen zeigt besonders instruktiv das in Abb. 7, Taf. XXVII/XXVIII, und Textabb. 28 dargestellte gemischtgeschlechtige laterale Sproßsystem von *Lebachia piniformis* var. *Solmsii*.

Von den übrigen oberkarbonischen und unterpermischen Koniferen sind männliche Zapfen noch unbekannt.

In den Stellungsverhältnissen der männlichen Zapfen weichen die Cordaiten von *Lebachia* und *Ernestiodendron* ab. Sie haben nämlich männliche Infloreszenzen, die habituell sowohl als auch im Bau an ihre weiblichen Blütenstände stark erinnern und in ihrer Stellung übereinstimmen. Ich verweise auf meine Ausführungen Seite 100. Wir haben es hier mit einem der auffallendsten Unterschiede zwischen den Cordaiten und den ältesten bekannten Koniferen zu tun, auf den im Zusammenhang mit der Morphologie der männlichen Zapfen zurückzukommen sein wird.

Nur in wenigen Fällen ist die Stellung der männlichen Zapfen bei Koniferen aus dem oberen Perm und dem älteren Mesozoikum bekannt. Bei *Ullmannia* dürften sie terminal an kurzen Seitenzweigen letzter Ordnung gestanden haben (vgl. H. B. GEINITZ 1880, Taf. III, Abb. 2, und SOLMS-LAUBACH 1884, Taf. I, Abb. 9 sowohl

<sup>14)</sup> Das in Abb. 6, Taf. CXLIII/CXLIV, photographierte Exemplar der letztgenannten Konifere mit männlichen Zapfen wurde versehentlich verkehrt orientiert.



als auch Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 10, in der vorliegenden Arbeit), deren basaler Teil einige Laubblätter trägt. *Voltzia elegans* MURCHISON scheint nach einem mir aus der Sammlung der Bergschule in Saarbrücken vorgelegenen Exemplar aufrechte, einzeln endständig an kurzen, normal beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung auftretende männliche Zapfen zu haben. Ähnlich verhält sich *Cheirolepis* (nach HÖRHAMMER 1933, p. 24, und HIRMER 1937, p. 22). Außerdem ist zu erwähnen, daß WILLS (1910, p. 288, Taf. XX) große männliche Zapfen aus der Trias von Worcestershire, England, beschrieben hat, die terminal an kräftigen, beblätterten Achsen stehen. Sie werden von ihm zu *Voltzia* gezogen, erinnern aber auch an diejenigen männlichen Zapfen, die von SCHLÜTER u. SCHMIDT (1927) zusammen mit vegetativen Sproßresten von *Yuccites vogesiacus* SCHIMP. gefunden worden sind. Die Beblätterung der Achsen weicht jedoch bei dieser Konifere ab.

Die besprochenen fossilen Koniferen haben also alle terminal an beblätterten Seitenzweigen letzter Ordnung gestellte männliche Zapfen. Sie stimmen darin mit einigen rezenten Koniferen überein (vgl. THIBOUT 1896, p. 200), *Araucaria* (vor allem Sect. *Eutacta*), *Sequoiadendron*, *Athrotaxis*, gewisse Cupressaceen u. a. Die bei zahlreichen anderen rezenten Gattungen vorkommende axilläre Stellung der männlichen Zapfen fehlt bei ihnen gänzlich, ebenso jede Gruppierung zu solchen Infloreszenzen, die z. B. bei *Taxodium* oder *Cephalotaxus* zu finden sind. Nach PILGER (1922, p. 9) nähern sich die zusammengesetzten Zweigsysteme gewisser Cupressaceen — bei denen jedes Zweiglein mit einem Zapfen endet, obwohl immer Laubblätter an denselben zwischen den einzelnen Zapfen vorhanden sind — dem Typus eines für die Koniferen primitiven männlichen Sproßsystems. Für diese Auffassung sprechen die Befunde an *Lebachia* und *Ernestiodendron*, deren Ursprünglichkeit nicht in Frage gestellt werden kann. Die oberpermischen und altemsozoischen Koniferen zeigen einen Fortschritt durch Reduktion, indem ihre männlichen Zapfen mehr vereinzelt angelegt werden, obwohl auch bei ihnen blattlose Blütenkurztriebe fehlen. Solche treten erst später in der Geschichte der Koniferen auf.

### Morphologie der weiblichen Zapfen und der Samenanlagen.

Da in einem späteren Kapitel die Morphologie der weiblichen Koniferenzapfen Gegenstand einer umfassenderen Darstellung sein wird, beschränke ich mich hier auf die Erörterung und Zusammenfassung der bei der Untersuchung der ältesten Koniferen aus dem Oberkarbon und dem Rotliegenden gemachten Befunde und verzichte vorläufig auf Vergleiche mit anderen Gattungen.

Material von weiblichen Zapfen aus dem Oberkarbon und dem Rotliegenden liegt in den unten genannten Fällen vor:

#### *Lebachia piniiformis*

- Taf. VII/VIII, Abb. 6—11  
„ IX/X, Abb. 6—10 (vgl. Textabb. 32 f), 13, 16—17  
„ XI/XII, Abb. 4—7  
„ XV/XVI, Abb. 1—6, 15—24  
„ XIX/XX, Abb. 1—20 (vgl. Textabb. 32 a—e), 28—30  
„ XXI/XXII, Abb. 13—17 (vgl. Textabb. 32 g), 20, 23—26  
„ XXIII/XXIV, Abb. 8 (vgl. Textabb. 27 B)

#### *Lebachia piniiformis* var. *Solmsii*

- Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 7 (vgl. Textabb. 28)

#### *Lebachia piniiformis* var. *magnifica*

- Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 10  
„ XXIX/XXX, Abb. 6—7

Palaeontographica. Bd. LXXXV. Abt. B.

#### *Lebachia parvijolia* (?)

- Taf. XXXV/XXXVI, Abb. 10

#### *Lebachia Goeppertiana* (?)

- Taf. XLV/XLVI, Abb. 12—14 (vgl. Textabb. 33 a—b), 15

#### *Lebachia garnettensis* (?)

- Taf. LI/LII, Abb. 22—24  
„ LIII/LIV, Abb. 5, 7—8

#### *Lebachia frondosa*

- Taf. LXXXI/LXXXII, Abb. 10—11

*Lebachia hypnoides*

- Taf. XCVII/XCVIII, Abb. 15—16  
 „ XCIX/C, Abb. 10, 17 (vgl. Textabb. 33 c), 18  
 „ CI/CII, Abb. 2 (vgl. Textabb. 30 b), 9  
 „ CVII/CVIII, Abb. 2, 4, 23—24  
 „ CIX/CX, Abb. 7—10, 15—25 (vgl. Textabb. 33 e)

*Walchia (Lebachia?) Schlotheimii*

- Taf. CXXVII/CXXVIII, Abb. 18  
 „ CXXIX/CXXX, Abb. 2

*Walchiostrobus (Lebachia?) Gothanii*

- Taf. CLI/CLII, Abb. 47—52  
 „ CLIII/CLIV, Abb. 1—3 (vgl. Textabb. 33 g), 4—6  
 (vgl. Textabb. 33 f), 7—10

*Walchiostrobus (Lebachia?) elongatus*

- Taf. CLV/CLVI, Abb. 6—8 (vgl. Textabb. 33 h)

*Walchiostrobus (Lebachia?) lodevensis*

- Taf. CLV/CLVI, Abb. 1—3

*Ernestiodendron filiciforme*

- Taf. CXV/CXVI, Abb. 9—11, 19—21  
 „ CXVII/CXVIII, Abb. 19—21 (vgl. Textabb. 36 b), 22  
 „ CXIX/CXX, Abb. 1—7 (vgl. Textabb. 36 a), 22—24

*Walchia (Ernestiodendron?) Arnhardtii*

- Taf. CXLV/CXLVI, Abb. 2—5 (Textabb. 34 b—g)

*Walchia (Ernestiodendron?) germanica*

- Taf. CXLVII/CXLVIII, Abb. 11  
 „ CXLIX/CL, Abb. 1, 2 (vgl. Textabb. 35 f), 3 (vgl. Textabb. 35 e), 4—13 (vgl. Textabb. 35 a—d), 14  
 (vgl. Textabb. 35 c), 15 (vgl. Textabb. 35 a), 16  
 (vgl. Textabb. 35 b)

*Walchiostrobus (Ernestiodendron?) fasciculatus*

- Taf. CLIII/CLIV, Abb. 11—15 (vgl. Textabb. 34 a), 16—18

*Walchiostrobus spec.*

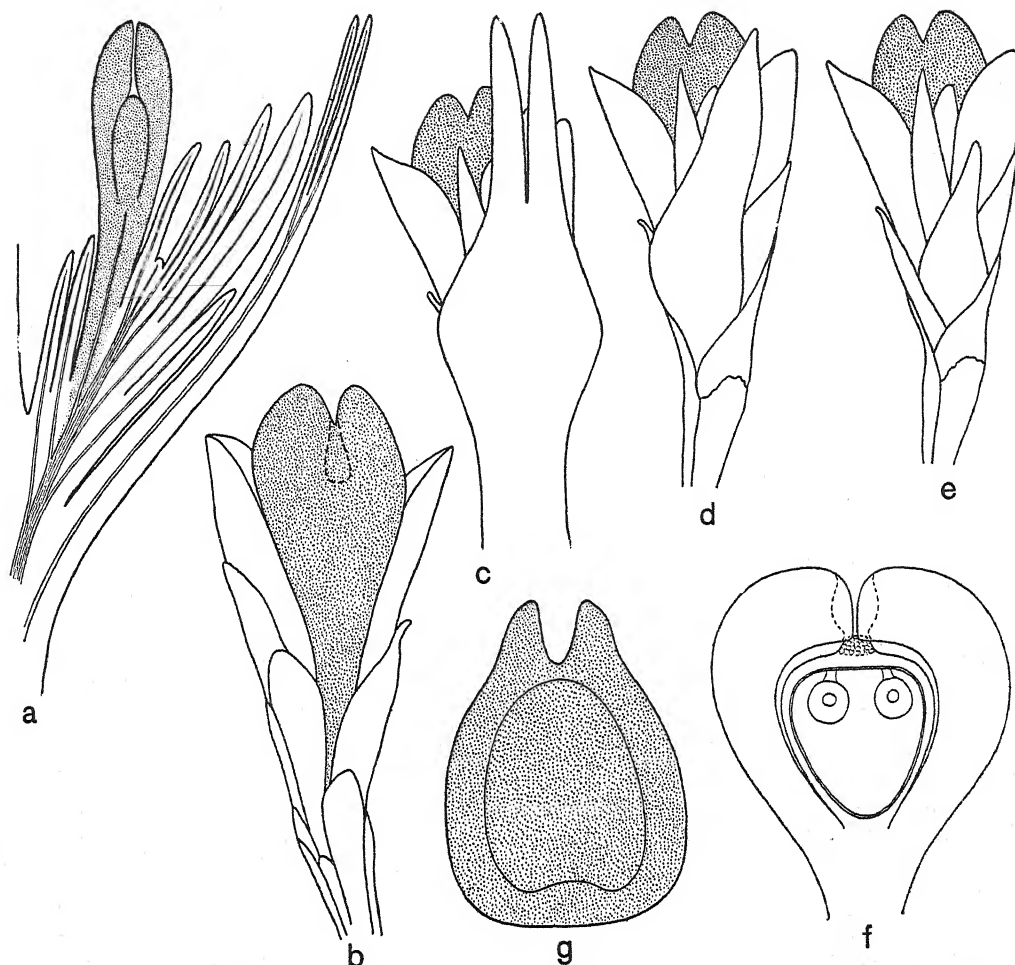
- Taf. CLIII/CLIV, Abb. 19—20 (vgl. Textabb. 34 h), 21—27  
 „ CLV/CLVI, Abb. 4—5, 9—10  
 „ CLXIII/CLXIV, Abb. 3—4 (vgl. Textabb. 34 i)

Zwei Haupttypen von weiblichen Zapfen können, soweit bekannt, bei den ältesten Koniferen unterschieden werden, und zwar der *Lebachia*-Typus und der *Ernestiodendron*-Typus. Jener ist für die Arten der Gattung *Lebachia* und die höchstwahrscheinlich mit ihnen am nächsten verwandten *Walchia*-Arten bezeichnend, während der *Ernestiodendron*-Typus für *Ernestiodendron filiciforme* und den zu dieser Gattung wahrscheinlich gehörenden *Walchia*-Arten charakteristisch ist.

Die weiblichen, mehr oder weniger geschlossenen Zapfen vom *Lebachia*-Typus sind ellipsoidisch bis walzenförmig. Ihre Hauptachse trägt zahlreiche, spiralig angeordnete, allseitswendige, abgeflachte und herablaufende, nicht-verholzte Tragblätter (Brakteen, Deckschuppen), die an ihrer Spitze gegabelt (*Gomphostrobus*) sind. Eine Übergangsregion zwischen diesen und den Laubblättern ist meist vorhanden. Die Abflachung der Tragblattspreite ist in ihrem mittleren Teil besonders ausgeprägt. Die Tragblattzipfel dagegen dürften in der Regel weniger in der Spreitenebene abgeflacht, sondern im Querschnitt etwa dreieckig und mit je einer Fläche einander opponiert sein (vgl. z. B. Abb. 19 und 41, Taf. CLI/CLII). Die einzige mediane Ader der Spreite gabelt sich distalwärts und sendet je einen Zweig in die Tragblattzipfel. In relativer Größe und Ausbildung sind die Tragblätter verschiedener Lebachien einander ähnlich.

In jeder Tragblattachsel steht ein radiärer oder nur wenig abgeflachter fertiler Kurztrieb, Samenschuppenkomplex, der vom Tragblatt etwas überragt wird, es aber an Masse wesentlich übertrifft. Er besteht aus einer kurzen Achse mit spiralig angeordneten, aufrecht-abstehenden, breit herablaufenden Schuppen. Die Zahl dieser Schuppen ist bei verschiedenen Arten verschieden. Bei *Lebachia piniformis* beträgt sie etwa 14. In der Regel ist nur eine einzige etwa mediane Schuppe, und zwar auf der der Abstammungsachse zugekehrten Seite des Samenschuppenkomplexes fertil und trägt eine stets aufrechte Samenanlage als direkte Fortsetzung ihrer basalen Partie (Samenschuppe). Alle übrigen Schuppen sind steril.

Die *Lebachia*-Zapfen zeigten offenbar keine stärkere Verholzung und auch keinen gesteigerten Zusammenschluß ihrer Tragblätter während des Heranreifens. In älteren Zapfen stehen diese nicht dichter zusammen als in jüngeren. Ihre Ränder sind aber in der basalen Region schon von einem frühen Stadium an durch haarähnliche Anhängsel aneinandergefügt.



Textabb. 32. Samenschuppenkomplex (fertiler Kurztrieb) in der Achsel eines Tragblattes (Braktee, Deckschuppe),  
Samenanlage und Same von *Lebachia piniformis*.

- a. Wiederherstellungsbild eines achselständigen Samenschuppenkomplexes im medianen Längsschnitt. — 8,5/1.
- b. Samenschuppenkomplex von der der Abstammungsachse zugekehrten Seite gesehen (vgl. Taf. XIX/XX, Abb. 10—11). — 10/1.
- c. Die der Abstammungsachse abgekehrte Seite desselben Samenschuppenkomplexes in der Achsel des gegabelten Tragblattes (*Gomphostrobus*) (vgl. Taf. XIX/XX, Abb. 4—5). — 8,5/1.
- d. Desgleichen nach Entfernen des Tragblattes (vgl. Taf. XIX/XX, Abb. 6—7). — 8,5/1.
- e. Desgleichen nach Entfernen des Tragblattes und einer dieser zunächst gelegenen sterilen Schuppe aus dem Samenschuppenkomplex (vgl. Taf. XIX/XX, Abb. 8—9). — 8,5/1.
- f. Wiederherstellungsbild einer Samenanlage (vgl. Taf. IX/X, Abb. 10, und Taf. XIX/XX, Abb. 11). — 15/1.
- g. Same (vgl. Taf. XXI/XXII, Abb. 17). — 8,5/1.

Samenschuppen einschließlich Samenanlagen und Samen punktiert (ausgenommen in f).



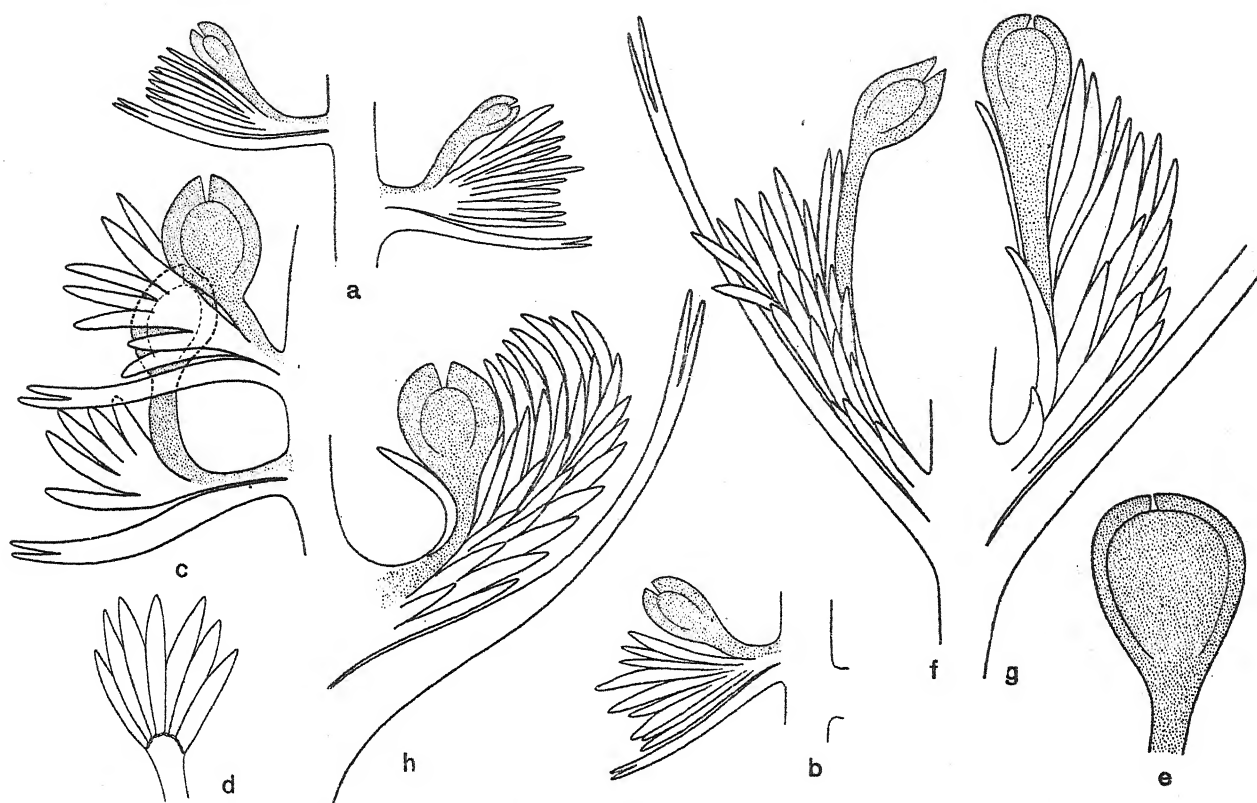
Das Wiederherstellungsbild von *Lebachia piniformis* in Textabb. 32 a, das auf dem nach der Natur gezeichneten Abbildungen in Textabb. 32 b—e gegründet ist, zeigt die Kurztriebachse mit ihren Schuppen in der Achsel des gegabelten Tragblattes. Die einzige fertile Schuppe befindet sich auf der Hinterseite des Samenschuppenkomplexes und nimmt eine mit der der benachbarten sterilen Schuppen übereinstimmende Stellung ein. Diese und die fertile Schuppe sind die kräftigsten am ganzen Kurztrieb und gehören einer etwas unterhalb der Spitze der Kurztriebachse gelegenen Region an. Basalwärts nehmen die Schuppen an Größe rasch ab, aber auch die jüngsten von ihnen an der Achsenspitze sind kürzer, schmaler und dünner als die fertile Schuppe mit ihren unmittelbaren Nachbarn. Zwischen der fertilen Schuppe und der Basis befinden sich also bei *Lebachia piniformis* auf der Hinterseite des Kurztriebs einige sterile Schuppen. Besonders wichtig ist, daß die fertile Schuppe nicht aus der Achsel einer der sterilen entspringt, sondern selbständig ist und zusammen mit den sterilen eine einzige durchgängige Spirale um die Achse bildet. Außerdem ist zu bemerken, daß die fertile Schuppe unterhalb der Samenanlage sowie die größeren sterilen Schuppen nicht sehr abgeflacht, sondern beträchtlich dick sind, was aus Abb. 11, Taf. XIX/XX ersichtlich ist. In ein paar Fällen befanden sich bei *Lebachia piniformis* anscheinend Kurztriebe mit zwei Samenschuppen, sie waren aber offenbar sehr selten.

Das einfache Integument der Samenanlage geht direkt aus der Schuppe hervor, zeigt also keine Abgrenzung gegen ihre basale Partie und hat eine ziemlich tiefe Mikropyle. Die fertile Schuppe erscheint also an der Spitze gegabelt und weicht dadurch, sowie durch ihre keulenförmige Gestalt und ihre Dicke im distalen Teil von den sterilen ab. Offenbar ist sie aber breiter als dick und somit transversal etwas abgeflacht.

Der fertile Kurztrieb von *Lebachia piniformis* wurde soeben als radiär gebaut gekennzeichnet. Es besteht wohl kein Zweifel, daß dies im großen ganzen zutrifft. Berücksichtigen wir aber eingehend die Ausbildung der um die Achse gleichmäßig verteilten Schuppen selbst, so ist schon hier Dorsiventralität angebahnt, vor allem durch die fixierte Stellung der Samenschuppe auf der der Abstammungsachse zugekehrten Seite des Kurztriebs.

Unter den Lebachien und den mit ihnen am nächsten verwandten *Walchia*-Arten ist *Lebachia piniformis* hinsichtlich der Morphologie der weiblichen Zapfen bei weitem am besten bekannt. Es ist mir aber im Zusammenhang mit dem Herausarbeiten des allgemeinen Teils der Monographie in einigen weiteren Fällen gelungen, ein allem Anschein nach im wesentlichen zuverlässiges Bild vom Zapfenbau zu erhalten. Ich ging dabei in der Weise vor, daß das zu den Tafeln der speziellen Hefte verwendete Negativmaterial mit Hilfe eines von der Firma Müller & Wetzig in Dresden gelieferten Vergrößerungsapparats aufs neue eingehend durchgeprüft wurde. Es zeigte sich in einzelnen Fällen dabei, daß zuvor übersehene Einzelheiten hervortraten, die Wiederherstellungsbilder ermöglichen. Es gilt dies für *Lebachia Goeppertiana*, *L. hypnoides* und *Walchiostrobus* (*Lebachia*?) *elongatus* — auch diese Zapfenart zeigt Beziehungen zu *Lebachia* (vgl. S. 265) —, während *Walchiostrobus* (*Lebachia*?) *Gothanii* schon im speziellen Teil Gegenstand einer eingehenden Darstellung gewesen ist. Als Unterlage dieser und der im folgenden reproduzierten Wiederherstellungsbilder dienten mit Hilfe des genannten Apparates auf Bromsilberpapier aufgenommene Vergrößerungen der entsprechenden Negative.

Die Wiederherstellungsbilder in Textabb. 33 a und b gehören zu ein und demselben Zapfen von *Lebachia Goeppertiana*. In der Achsel von etwas überragenden, gegabelten Tragblättern befindet sich je ein Samenschuppenkomplex, der aus büschelförmig angeordneten sterilen Schuppen und einer einzigen Samenschuppe hinten in der Mediane besteht. Im Vergleich mit den Samenschuppenkomplexen von *L. piniformis* sind die sterilen Schuppen hier zahlreicher und weiter herablaufend, wozu kommt, daß die fertile Schuppe weiter basalwärts ausgeht und keine ihre Basis teilweise überdeckenden sterilen Schuppen an der der Abstammungsachse zugekehrten Seite aufweist. Sonst stimmen die Verhältnisse in den beiden Fällen miteinander nahe überein.

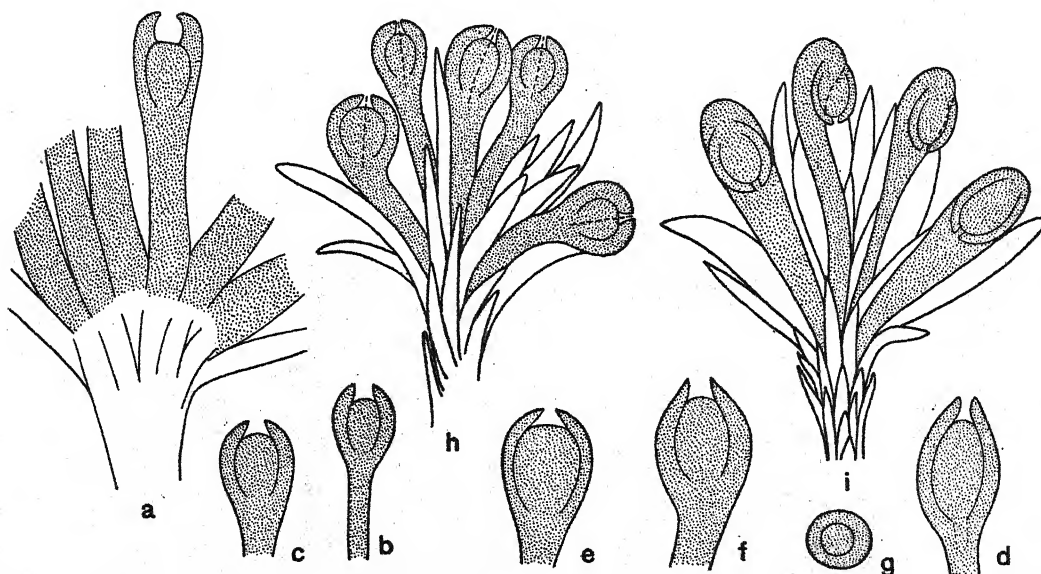


Textabb. 33. a—h. *Lebachia Goeppertiana*: Samenschuppenkomplexe in der Achsel von Tragblättern vom *Gomphostrobus*-Typ (vgl. Taf. XLV/XLVI, Abb. 12). — 4,6/1.

c—e. *Lebachia hypnoides*: c. Samenschuppenkomplexe in der Achsel von Tragblättern vom *Gomphostrobus*-Typ (vgl. Taf. XCIX/C, Abb. 17, und Taf. CLXVII/CLXVIII, Abb. 1). — 4,6/1. d. Steriler Teil eines Samenschuppenkomplexes von der der Abstammungsachse abgekehrten Seite gesehen, nach Entfernen des Tragblattes (vgl. Taf. CLXVII/CLXVIII, Abb. 2—3). — 4,6/1. e. Same (vgl. Taf. CIX/CX, Abb. 24—25). — 3,4/1. f—g. *Walchistrobus (Lebachia?) Gothanii*: Samenschuppenkomplexe in verschiedenen Altersstadien, in der Achsel von Tragblättern vom *Gomphostrobus*-Typ (vgl. Taf. CLIII/CLIV, Abb. 6 bzw. Abb. 3). — 4,6/1.

h. *Walchistrobus (Lebachia?) elongatus*: Wiederherstellungsbild eines Samenschuppenkomplexes in der Achsel eines Tragblattes vom *Gomphostrobus*-Typ (vgl. Taf. CLV/CLVI, Abb. 8). — 4,6/1.

Samenschuppen einschließlich Samenanlagen und Samen punktiert.



Textabb. 34. a. *Walchistrobus (Ernestiodendron?) fasciculatus*: Samenschuppenkomplex, von der Hinterseite gesehen (vgl. Taf. CLIII/CLIV, Abb. 14). — 4,3/1.

b—g. *Walchia (Ernestiodendron?) Arnhardtii*: Samenanlagen in etwas verschiedenen Altersstadien, in g von der Mikropyle aus gesehen (vgl. Taf. CXLV/CXLVI, Abb. 3—4). — 5/1.

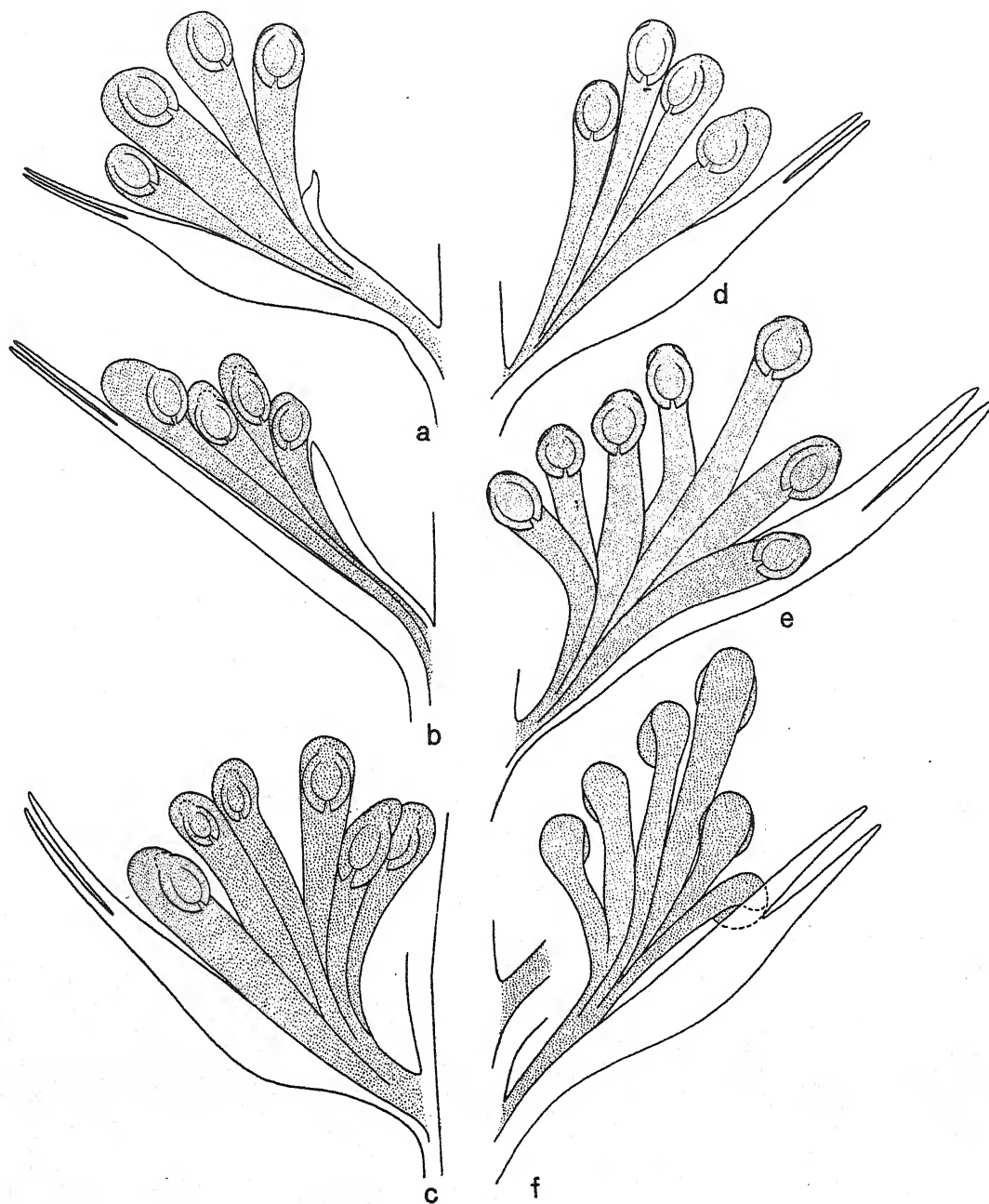
h. *Walchistrobus* spec.: Wiederherstellungsbild eines Samenschuppenkomplexes von der der Abstammungsachse zugekehrten Seite gesehen, mit mutmaßlich aufrechten Samenanlagen (vgl. Taf. CLIII/CLIV, Abb. 20). — 4,3/1.

i. *Walchistrobus* spec.: Samenschuppenkomplex von der der Abstammungsachse zugekehrten Seite gesehen, mit umgewendeten Samenanlagen (vgl. Taf. CLXIII/CLXIV, Abb. 4). — 4,3/1.

Samenschuppen einschließlich Samenanlagen und Samen punktiert.







Textabb. 35. Wiederherstellungsbilder einiger Samenschuppenkomplexe von *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica*, die in der Achsel von gegabelten Tragblättern vom *Gomphostrobus*-Typ stehen (vgl. Taf. CXLIX/CL, Abb. 15, 16, 14, 13, 3 und 2). – 4,3/1.  
 Samenschuppen einschließlich Samenanlagen und Samen punktiert.



Textabb. 33 c zeigt ein Wiederherstellungsbild von zwei in der Achsel von überragenden, gegabelten Tragblättern stehenden Samenschuppenkomplexen, die zu einem Zapfen von *Lebachia hypnoides* gehören. Diese fertilen Kurztriebe erinnern stark an die von *L. Goepfertiana*, nur sind die sterilen Schuppen weniger zahlreich und die von ihnen gebildeten Büschel etwas abgeflacht (vgl. Textabb. 33 d sowie Taf. CLXVII/CLXVIII, Abb. 2—3). *L. piniformis* und *L. hypnoides* veranschaulichen in genannter Hinsicht zwei innerhalb des *Lebachia*-Zapfentyps vorhandene Extreme, die offenbar nirgends überschritten wurden. Bei *L. piniformis* zeigt der Samenschuppenkomplex mit seiner Achse im großen ganzen radiären Bau — wenn von den Einzelheiten in der Ausbildung der Schuppen abgesehen wird —, während bei *L. hypnoides* unter Beibehaltung der schraubigen Stellung der Schuppen der ganze Samenschuppenkomplex etwas abgeflacht ist. Es ist anzunehmen, daß die Leitbündelanordnung von einer so verhältnismäßig schwachen Abflachung nicht nennenswert beeinflußt war. Was die Bildung der Samenschuppen an der Kurztriebachse betrifft, so dürfte man in Analogie mit der Unterscheidung von akrotonen, mesotonen und basitonen Sporophyllen unter den Farnen (GOEBEL 1930, p. 1241) bei *L. piniformis* von mesotonen und bei *L. Goepfertiana* und *L. hypnoides* von basitonen Samenschuppenkomplexen sprechen können.

Die oben genannten *Walchiostrobus*-Arten ähneln einander im Zapfenbau sehr und stehen der *Lebachia piniformis* offenbar nahe. Auch bei ihnen stehen die Samenschuppenkomplexe in der Achsel von überragenden, gegabelten Tragblättern und zeigen einen etwa radiären, azyklischen Bau. Die Kurztriebachse trägt weit zahlreicher sterile Schuppen als die bei *L. piniformis*, aber nur eine Samenschuppe, die mit einer aufrechten Samenanlage endet. Textabb. 33 f und g zeigen zwei verschiedene Altersstadien in der Entwicklung des Samenschuppenkomplexes von *Walchiostrobus Gothanii*. Bei dieser Art befinden sich einige sterile Schuppen unterhalb der Samenschuppe auch auf der Hinterseite, während die Samenschuppe von *Walchiostrobus elongatus* etwas weiter basalwärts verschoben zu sein scheint.

Die an den Zapfen vom *Lebachia*-Typ gewöhnliche Wachstumsbegrenzung war nicht unabänderlich. In Einzelfällen (vgl. Taf. LIII/LIV, Abb. 5) trifft man nämlich an Seitenachsen dritter Ordnung durchgewachsene Zapfen, die sich also in dieser Beziehung ähnlich wie z. B. gewisse rezente Fichten- und Lärchenzapfen verhalten haben.

Die weiblichen Zapfen vom *Ernestiodendron*-Typus sind mehr oder weniger locker und walzenförmig. Ihre Hauptachse trägt zahlreiche, spiralig angeordnete, allseitswendige, abstehende bis gespreizte, abgeflachte und nicht-verholzte Tragblätter (Deckschuppen, Brakteen), die wahrscheinlich stets an ihrer Spitze gegabelt (*Gomphostrobus*) sind. (Für *Ernestiodendron filiciforme* selbst kann man diese Gabelung nur vermuten, da die Tragblattspitzen nirgends gut erhalten sind.) In der äußeren Morphologie und der Aderung stimmen diese Tragblätter mit denen der Lebachien überein.

In jeder Tragblattachsel steht ein fertiler, mehr oder weniger abgeflachter und fächerförmiger Kurztrieb, ein Samenschuppenkomplex, der entweder etwa die Länge des Tragblattes erreicht oder sie sogar etwas überragt oder auch von ihr mehr oder weniger überragt wird, aber sie an Masse stets wesentlich übertrifft. Er besteht aus einer kurzen Achse, die zahlreiche bis wenige, ursprünglich offenbar spiralig angeordnete, aufrecht-abstehende und breit herablaufende Schuppen trägt. Die Zahl dieser Schuppen ist bei verschiedenen Arten sehr verschieden. Bei gewissen Formen (siehe Textabb. 34 h und i) beträgt sie wenigstens 20—30, während *Ernestiodendron filiciforme* (Textabb. 36 a) nur etwa 3—5 Schuppen je Samenschuppenkomplex aufweist. Bei den mit zahlreichen Schuppen ausgerüsteten Formen trägt jeder Samenschuppenkomplex etwa 4 bis 6 kräftige Samenschuppen, während die übrigen steril bleiben. Diese sterilen Schuppen sind in der basalen Region klein, werden aber distalwärts breiter und vor allem länger, ohne jedoch die Größe der fertilen zu erreichen. Bei *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *germanica* sind die sterilen Schuppen fast verschwunden. Nur ver-



einzelnt können sie noch hier und da festgestellt werden (Textabb. 35 *a—b*). *Ernestiodendron filiciforme* verhält sich ebenso. Die Zahl der Samenschuppen beträgt bei der letztgenannten Art etwa 3—5, schwankt aber bei *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica* wahrscheinlich zwischen 3 und 7 (Textabb. 35). Jede Samenschuppe trägt als direkte Fortsetzung ihrer basalen Partie eine terminale Samenanlage, die entweder aufrecht [z. B. bei *Ernestiodendron filiciforme* und *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *Arnhardtii*] oder auch umgewendet ist [z. B. bei *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica*]. Die Zapfen vom *Ernestiodendron*-Typ zeigten wahrscheinlich keine stärkere Verholzung und auch keinen Zusammenschluß der Tragblätter während des Heranreifens.

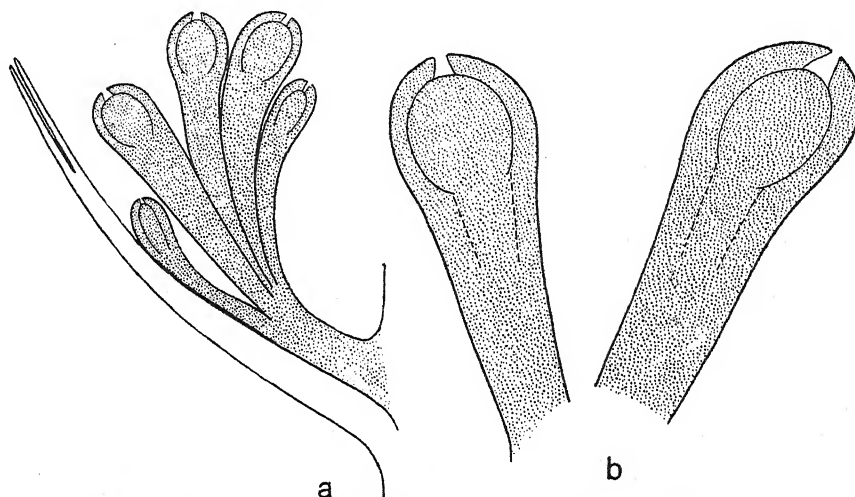
Das einfache Integument der transversal etwas abgeflachten Samenanlage geht direkt aus der Samenschuppe hervor, weist also keine Abgrenzung gegen ihre basale Partie auf, und besitzt eine meist untiefe Mikropyle.

Textabb. 34 *a* zeigt einen abgeflachten Samenschuppenkomplex von *Walchiostrobus* (*Ernestiodendron?*) *fasciculatus* mit unvollständig erhaltenen Schuppen, von denen etwa 5—6 kräftigere — wahrscheinlich alle fertil — der distalen Region des Kurztriebes angehören, während die weit zahlreicheren und kleineren sterilen vorzugsweise basalwärts zu finden sind (vgl. Taf. CLIII/CLIV, Abb. 12—14). Die letztgenannten sind offenbar spiralig gestellt. Es liegt keine Veranlassung vor, die entsprechende Stellung der fertilen Schuppen zu bezweifeln (vgl. unten). Die Samenschuppen haben je eine aufrechte Samenanlage als direkte Fortsetzung der etwas abgeflachten, basalen Region zu tragen. In der speziellen Darstellung (S. 265) habe ich die Vermutung ausgesprochen, daß *Walchiostrobus* (*Ernestiodendron?*) *fasciculatus* die weiblichen Zapfen von *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *Arnhardtii* darstellen könnte. Damit steht auch im Einklang, daß die Samenanlagen, wie sich jetzt herausgestellt hat, bei beiden aufrecht sind, während diese sonst bei den Zapfen vom *Ernestiodendron*-Typ ihre Mikropyle bisweilen gegen die Basis des Samenschuppenkomplexes richten. Aus den in Abbildungen 3—4, Taf. CXLV/CXLVI, photographierten Zapfen von *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *Arnhardtii* habe ich die in Textabb. 34 *b—g* dargestellten verschiedenartigen Samenanlagen gezeichnet (vgl. auch Abb. 5, Taf. CLXVII/CLXVIII), ohne aber den Bau eines einzigen Samenschuppenkomplexes ganz aufklären zu können.

Unter *Walchiostrobus* spec. *a* habe ich im speziellen Teil (S. 266) drei isolierte Samenschuppenkomplexe aus dem thüringischen Rotliegenden zusammengebracht. Habituell sind sie einander ähnlich und stimmen alle mit *Walchiostrobus* (*Ernestiodendron?*) *fasciculatus* darin überein, daß außer den kräftigen Samenschuppen mehrere, meist weit kleinere, basalwärts an Größe abnehmende sterile Schuppen vorhanden sind. Über die Richtung der Samenanlagen habe ich mich in der speziellen Darstellung nicht geäußert, da ich damals zu keiner bestimmten Auffassung kommen konnte. Ich habe aber diese Exemplare kürzlich noch einmal und noch eingehender geprüft und glaube annehmen zu können, daß wenigstens das eine von ihnen (Textabb. 34 *i*) umgewendete Samenanlagen besitzt. Es sind hier 4 Samenschuppen vorhanden, die eine mit derjenigen der sterilen Schuppen übereinstimmende Stellung zeigen und einer mittleren Region des Samenschuppenkomplexes angehören. Der Komplex ist also hier wie auch wahrscheinlich bei *Walchiostrobus* (*Ernestiodendron?*) *fasciculatus* mesoton (obwohl dies im letzteren Falle an den Abbildungen nicht deutlich hervortritt). Das gleiche gilt für den in Textabb. 34 *h* gezeichneten Samenschuppenkomplex (vgl. Abb. 20, Taf. CLIII/CLIV); aber in diesem Falle scheinen die Samenanlagen aufrecht zu sein. Ganz sicher läßt sich das allerdings nicht ausmachen, und das genannte Wiederherstellungsbild ist daher als etwas hypothetisch zu betrachten. Wenn die Samenanlagen hier aufrecht wären, schließe sich der betreffende Samenschuppenkomplex dem von *Walchiostrobus* (*Ernestiodendron?*) *fasciculatus* nahe an, während der in Textabb. 34 *i* dargestellte, wie wir sehen werden, als eine Übergangsform zwischen beiden und dem von *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica* bezeichnet werden kann.

Während die bisher besprochenen Zapfenformen vom *Ernestiodendron*-Typ durch Samenschuppenkomplexe gekennzeichnet sind, die zwar abgeflacht sind, aber ihre Sproßnatur auch äußerlich klar hervortreten

lassen, so folgen jetzt einige Fälle, in denen die Samenschuppenkomplexe noch stärker abgeändert sind und nur noch einzelne oder gar keine sterilen Schuppen mehr aufweisen. Es gilt dies für *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica* und *Ernestiodendron filiciforme*, zwei Arten, die einander allem Anschein nach nahe stehen, aber doch in gewissen Merkmalen, u. a. in der Durchschnittszahl der Samenanlagen je Samenschuppenkomplex und in der Orientierung der Samenanlagen, voneinander verschieden sind. Textabb. 35 zeigt einige Samenschuppenkomplexe der erstgenannten Konifere mit einer innerhalb gewisser Grenzen variierenden Anzahl von Samenschuppen und wenigen oder fehlenden sterilen Schuppen. Textabb. 36 *a* stellt ein Wiederherstellungsbild eines Samenschuppenkomplexes von *Ernestiodendron filiciforme* dar, mit vermutlich 5 Samenschuppen aber ohne sterile Schuppen. In anderen Fällen scheinen jedoch auch bei dieser Art einzelne sterile Schuppen vorhanden zu sein.



Textabb. 36. Wiederherstellungsbild eines Samenschuppenkomplexes und einzelner Samenschuppen von *Ernestiodendron filiciforme*.

- a.* Samenschuppenkomplex in der Achsel eines vermutlich gegabelten Tragblattes (vgl. Taf. CXIX/CXX, Abb. 7). — 4,3/1.  
*b.* Zwei Samenschuppen aus einem anderen Samenschuppenkomplex (vgl. Taf. CXVII/CXVIII, Abb. 21). — 6,3/1.  
 Samenschuppen einschließlich Samenanlagen und Samen punktiert.

Für die Samenschuppenkomplexe der beiden zuletzt erwähnten Koniferen bezeichnend ist außerdem die starke Abflachung, die ihren Charakter als Kurztriebe weniger klar als in den zuvor besprochenen Fällen hervortreten läßt. Aus den oben mitgeteilten Tatsachen über den Bau der fertilen Kurztriebe einiger *Walchiostrobus*-Formen geht aber hervor, daß jene am nächsten aus ihnen (vgl. Textabb. 34 *h* und *i*) abzuleiten sind und nur noch stärker reduzierte und abgeänderte Kurztriebe darstellen. Diese bleiben auch hier von den Tragblättern, den Brakteen, frei. Es fand also kein interkalares Wachstum einer beiden gemeinsamen Zone statt, durch welches der Samenschuppenkomplex emporgehoben wäre. Es hat den Anschein, als ob die Spitze der Kurztriebachse hier im Zusammenhang mit der Bildung der Samenschuppen beinahe oder vielleicht gänzlich aufgebraucht wäre. Wie dem auch sei, muß man jedoch annehmen, daß ein Vegetationspunkt in den ersten Entwicklungsstadien des Samenschuppenkomplexes tätig gewesen ist, aus dem die Schuppen ausgebildet wurden. Die letztgenannten biegen bei *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica* an ihrer Spitze gegen die Abstammungsachse um — gleichwie daher allem Anschein nach bei der in Textabb. 34 *i* dargestellten

*Walchiostrobus*-Form — und tragen also die Samenanlagen auf der Hinterseite des Kurztriebs, während *Ernestiodendron filiciforme*, wie erwähnt, aufrechte Samenanlagen besitzt. Beide sind durch akrotone Samenschuppenkomplexe gekennzeichnet.

Durchwachsene weibliche Zapfen kommen auch bei *Ernestiodendron filiciforme* (Taf. CXV/CXVI, Abb. 9) und *Walchia* (*Ernestiodendron?*) *germanica* (Taf. CXLIX/CL, Abb. 13) vor.

Aus allem ist ersichtlich, daß die Untersuchung der weiblichen Zapfen bei den ältesten bekannten Koniferen außerordentlich interessante Gestaltungsverhältnisse ans Licht gebracht hat. Sie bestätigt zunächst, daß innerhalb dieser Gymnospermengruppe die Zapfenform eine ursprüngliche Gestaltung der weiblichen Reproduktionsorgane darstellt (vgl. GOEBEL 1932, p. 1749), d. h. Tragblätter und Samenschuppenkomplexe sind von vornherein zu einem mehr oder weniger geschlossenen Zapfen zusammengefaßt. Wenn eine „Blüte“ rein morphologisch als Sproß begrenzten Wachstums, welcher die an der geschlechtlichen Fortpflanzung beteiligten, mehr oder weniger abgeflachten Gebilde trägt, definiert wird (vgl. GOEBEL 1932, p. 1728, und ENGLER 1926, p. 1), so stellen die axillären Kurztriebe oder Samenschuppenkomplexe bei den ältesten bekannten Koniferen eben Blüten und folglich ihre Zapfen Blütenstände dar. Die Samenschuppen können als Makrosporophylle bezeichnet werden, wenn nur nicht damit die Vorstellung verbunden wird, daß sie phylogenetisch aus Laubblättern entstanden wären. Darauf wird in einem späteren Kapitel zurückzukommen sein.

Das zutage gebrachte Zapfenmaterial veranschaulicht, obwohl es nicht sehr reich ist, eine gewisse Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Samenschuppenkomplexe. Der *Lebachia*-Typ ist durch nicht oder nur wenig abgeflachte, also radiär oder fast radiär gebaute, mesotone bis basitone fertile Kurztriebe charakterisiert, die zahlreiche sterile Schuppen, aber nur eine einzige (oder ausnahmsweise zwei) fertile besitzen. Die Samenschuppen entsprechen der Stellung nach den sterilen Schuppen, d. h. sämtliche Schuppen folgen aufeinander in kontinuierlicher Spirale. Die Samenanlagen sind terminal gestellt und stets aufrecht. Demgegenüber zeichnet sich der *Ernestiodendron*-Typ durch mehr oder weniger abgeflachte, mesotone bis vorzugsweise akrotone fertile Kurztriebe aus, die nur wenige oder gar keine sterilen Schuppen, aber drei bis mehrere Samenschuppen tragen. Die Samenanlagen sind auch hier terminal gestellt und atrop, aber entweder aufrecht oder auch umgekehrt. Eine Sproßachse kommt bei den Samenschuppenkomplexen des *Lebachia*-Typs deutlich zur Ausbildung, während sie bei denen des *Ernestiodendron*-Typs mehr oder weniger verschleiert wird. Jener Typ ist der primitivere, wenn man von der Reduzierung auf nur eine Samenanlage absieht, dieser in mehrerer Hinsicht abgeleitet, da bei zu ihm gehörenden Formen Änderung im Symmetriecharakter des Kurztriebes, stärkere Reduktion und früheres Sistieren der Sproßachsenentwicklung, Verminderung der Zahl der sterilen Schuppen und Umkehrung der Samenanlagen festzustellen sind. Diese Spezialisierungen des *Ernestiodendron*-Typs sind aber nicht bei jeder Art in gleichem Maße vorhanden. Eine gewisse Mannigfaltigkeit ist statt dessen nachgewiesen, die Übergänge — außer in bezug auf die Zahl der Samenanlagen — zum *Lebachia*-Typ einschließt und gegenüber den einheitlicheren Verhältnissen innerhalb dieses Typs auffällt. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß die radiären oder fast radiären Samenschuppenkomplexe von *Lebachia* mit den abgeflachten von *Ernestiodendron* vollkommen homolog sind. Das gleiche gilt von den Seitenorganen der fertilen Kurztriebe, den Samenschuppen und den sterilen Schuppen, die die gleiche Stellung an der Kurztriebachse einnehmen. Gegenüber der Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Samen-



schuppenkomplexe bei den ältesten Koniferen kontrastiert die Einförmigkeit im Aussehen ihrer Tragblätter oder Brakteen (Deckschuppen, Deckblätter), die allem Anschein nach stets dem *Gomphostrobus*-Typ angehören.

Die Samenanlagen der ältesten bekannten Koniferen sind bilateral-symmetrisch. Obwohl bisweilen umgekehrt, haben sie eine atrope Gestalt — d. h. eine in ihrer Achse von der Basis zur Mikropyle gezogene Linie verläuft gerade — und ein einfaches Integument, das ohne Abbruch in die basale sterile Partie der Samenschuppe übergeht und offenbar aus zwei flankenständigen, durch das Wachstum des unterliegenden Gewebes verwachsenen Hälften besteht. Von Interesse ist, daß das Integument bei mehreren rezenten Koniferen aus zwei halbmondförmigen Höckern zu beiden Seiten der Nuzellusanlage entsteht, welche sich dann dadurch, daß das darunterliegende Gewebe wächst, zu einem den Nuzellus umgebenden Wulst vereinigen (vgl. SCHNARF 1937). Das Integument bleibt aber manchmal längere Zeit zweilippig. Die Samen von *Lebachia* sind platyspermisch und im Querschnitt elliptisch oder linsenförmig, ferner in der Flächenansicht etwa oval sowie an der Basis abgerundet oder schwach ausgerandet. Am Scheitel sind sie bisweilen ausgerandet, an den Flanken von einem schmalen, von der Sarkotesta gebildeten Saum oder „Flügel“ berandet, aber an der Oberfläche weder gerippt, noch gestreift sondern eben. Textabb. 32 g zeigt einen abgelösten Samen von *Lebachia piniformis* und Textabb. 33 e einen noch nicht abgelösten von *L. hypnoides*. Das Freiwerden der Samen erfolgte allem Anschein nach durch eine Trennungsschicht im distalen Teil der mehr oder weniger abgeflachten Samenschuppe.

Über den inneren Bau der Samenanlage sei endlich folgendes erwähnt, das sich aber hauptsächlich nur auf der Untersuchung von *Lebachia piniformis* gründet. Textabb. 32 f stellt das Wiederherstellungsbild einer Samenanlage dieser Konifere dar, bei deren Zeichnung Abb. 10, Taf. IX/X, und Abb. 11, Taf. XIX/XX, berücksichtigt worden sind. Die Samenanlage ist krassinuzellat. Innerhalb des Integumentes folgt zunächst der kappenförmige Nuzellus und dann der durch eine derbe Makrosporenmembran abgegrenzte weibliche Gametophyt, beide von derselben allgemeinen Gestalt wie die ganze Samenanlage. Nuzellus und Integument dürften am chalazalen Ende nur zu einem kleineren Teil miteinander vereinigt gewesen sein. Daher erweckt die Samenanlage von *Lebachia* einen primitiven Eindruck (vgl. SCHNARF 1933, p. 30, und 1937, p. 6). Der Nuzellus ist ferner ganz vom Integument umschlossen. Sein Scheitel ist als Pollenkissen ausgebildet, d. h. er zeigt große, blasig aufgetriebene Zellen und diente als „Narbe“ zum Empfang des Pollens. Die Mikrosporen dürften durch sekretorische Tätigkeit dieser stark turgeszenten Zellen an der Nuzellusspitze festgehalten und zur Keimung gebracht worden sein. Da die Pollenkammer fehlt, kann man vermuten, daß die männlichen Gameten unbeweglich waren, und daß sie durch Pollenschläuche übertragen wurden, welche sich wohl, wie bei allen rezenten Gymnospermen mit Ausnahme der Cycadaceen und Ginkgoaceen, an der Spitze geöffnet haben. Am mikropylaren Ende des Gametophyten liegen zwei einzelne, also von Prothalliumgewebe umgebene und eine eigene Deckschicht besitzende, etwas eingesenkte kugelige Archegonien (Pinaceen-Typus von GOEBEL 1932, p. 1806) in einiger Entfernung voneinander. Diese polare Anordnung wird von GOEBEL gegenüber der apolaren oder zerstreuten als ursprünglich betrachtet. In der Mitte jedes Archegons tritt ein wahrscheinlich kugeliges Gebilde sehr schwach hervor, das man als Eikern deuten könnte. Das Material läßt aber keine diesbezügliche Entscheidung zu. Irgendwelche Auswüchse des Integumentes an der Mikropyle fehlen, und dies ist also eine Röhrenmikropyle (GOEBEL loc. cit., p. 1813).

Man hat aus gutem Grunde allgemein angenommen, daß die platyspermischen Samen des Paläozoikums zum größeren Teil den Cordaiten, zum kleineren aber den Pteridospermen und den ältesten Koniferen angehört haben. Diese Annahme hat hier ihre Bestätigung gefunden. Die Samen der in der vorliegenden Arbeit behandelten Koniferen fallen unter *Cordaicarpus* und eventuell *Samaropsis*, zwei künstliche, nichtversteinertes Material umfassende Gattungen. Was den inneren Bau betrifft, so ähneln sie gewissen echtversteinerten

*Cardiocarpus*-Samen, die gleichfalls zwei voneinander getrennte Archegonien am mikropylaren Ende des Gametophyten aufweisen. Bei *Cardiocarpus* ist aber eine Pollenkammer und außerdem ein eigentümlicher Auswuchs des Prothalliums in der Mikropylarregion zwischen den Archegonien (sog. „tent-pole“) vorhanden, die den *Lebachia*-Samen fehlen. Der Verlauf der Leitbündel im Samen ist betreffs *Lebachia* noch unbekannt.

Bilateral-symmetrische Samen mit schmalem Saum an den Flanken finden sich auch bei der oberpermischen Gattung *Pseudovoltzia* und unter den triassischen „Voltzien“, während die Samen von *Ullmannia* zwar auch abgeflacht, aber fast ganz ungeflügelt zu sein scheinen. Der innere Bau dieser Samen ist aber noch ganz unbekannt.

Beim Vergleich der Samenanlagen von *Lebachia* mit denen der rezenten Koniferen fällt auf, daß jene zwar durch die polare Anordnung der Archegonien an die Pinaceen-Samenanlagen erinnern, aber von ihnen sowohl durch den vom Integument weitgehend freien Nuzellus als auch durch die einfache Ausgestaltung der Mikropyle abweichen. Die Zahl der Archegonien schwankt bei den Pinaceen innerhalb recht weiter Grenzen (SCHNARF 1933, p. 111). Bei *Lebachia* und *Cardiocarpus* waren es zwei.

### Morphologie der männlichen Zapfen, einschließlich der der männlichen Reproduktionsorgane der Cordaitales.

In dem speziellen Abschnitt der vorliegenden Arbeit ist Material von männlichen Koniferenzapfen aus dem Oberkarbon und dem unteren Perm in den unten genannten Fällen abgebildet:

- |  |   |
|--|---|
| <i>Lebachia piniformis</i>                       | <i>Lebachia hypnoides</i>                               |
| Taf. V/VI, Abb. 4, 9—13                          | Taf. XCV/XCVI, Abb. 21, 23                              |
| „ IX/X, Abb. 11                                  | „ XCVII/XCVIII, Abb. 3—4                                |
| „ XXIII/XXIV, Abb. 6                             | „ XCIX/C, Abb. 11, 12—13 (vgl. Textabb. 37 a—b), 14—16  |
| „ XXV/XXVI, Abb. 3, 4, 8, 11—15                  | „ CI/CII, Abb. 3, 7, 14                                 |
| <i>Lebachia piniformis</i> var. <i>Solmsii</i>   | „ CV/CVI, Abb. 4, 7                                     |
| Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 7                        | „ CIX/CX, Abb. 3—6, 26                                  |
| <i>Lebachia piniformis</i> var. <i>magnifica</i> | <i>Walchia (Lebachia?) Schlotheimii</i>                 |
| Taf. XXVII/XXVIII, Abb. 9                        | Taf. CXXVII/CXXVIII, Abb. 19—21                         |
| <i>Lebachia Goeppertiana</i>                     | <i>Walchia (Lebachia?) Carpentieri</i>                  |
| Taf. XLIX/L, Abb. 6                              | Taf. CXXXVII/CXXXVIII, Abb. 3, 5 (vgl. Textabb. 37 c—d) |
| <i>Lebachia garnettensis</i>                     | <i>Walchianthus (Lebachia?) cylindraceus</i>            |
| Taf. LI/LII, Abb. 19—21                          | Taf. CLV/CLVI, Abb. 11—14 (und ? Abb. 20—21)            |
| <i>Lebachia laxifolia</i>                        | <i>Walchianthus (Lebachia?) crassus</i>                 |
| Taf. LVII/LVIII, Abb. 7                          | Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 1                               |
| „ LXI/LXII, Abb. 7—8                             | <i>Walchianthus (Lebachia?) papillosus</i>              |
| <i>Lebachia frondosa</i>                         | Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 6—7                             |
| Taf. LXXXI/LXXXII, Abb. 12                       | <i>Ernestiodendron filiciforme</i>                      |
| <i>Lebachia americana</i>                        | Taf. CXXIII/CXXIV, Abb. 1—2                             |
| Taf. XCV/XCVI, Abb. 5                            | <i>Walchia (Ernestiodendron?) Arnhardtii</i>            |
|  | Taf. CXLIII/CXLIV, Abb. 6—7                             |
|  | <i>Walchianthus</i> spp.                                |
|  | Taf. CLV/CLVI, Abb. 22—26, 29—30                        |
|  | „ CLVII/CLVIII, Abb. 15, 16—17 (vgl. Textabb. 37 e—f)   |
|  | „ CLXIX/CLXX, Abb. 23—24 (vgl. Textabb. 37 g)           |

Das vorhandene Material von männlichen Zapfen ist demnach recht umfassend, läßt aber wegen des meist ungeeigneten Erhaltungszustandes nur in wenigen Fällen eine eingehendere Untersuchung zu. Was dasselbe in dieser Hinsicht bietet, ist allerdings zureichend, um den allgemeinen Aufbau der männlichen Zapfen der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen festzustellen.

Es handelt sich um walzenförmige oder ellipsoidische, radiäre, einzeln auftretende Mikrostrombili, die aus einer Achse und von ihr ausgehenden, zahlreichen, bifazialen, dicht spiralig angeordneten, übereinandergreifenden, dorsiventralen, derbledrigen und einfachspitzigen, Mikrosporangien tragenden Schuppen bestehen, welche im proximalen, gespreizten Abschnitt schmal-dreieckig oder sogar stielartig zusammengezogen, im distalen, aufrecht-abstehenden Abschnitt dagegen flächenförmig ausgebreitet, in der Medianlinie auf der Unterseite mehr oder weniger gekielt und dreieckig bis fast linealisch sind. Die beiden Abschnitte bilden somit fast einen rechten Winkel miteinander. Die Schuppen sind *hyposporangiat* (TROLL 1932, p. 291) und *bisporangiat*, d. h. die Mikrosporangien sind (wahrscheinlich stets) zu zweien an der Unterseite ihrer proximalen Partie vorhanden. Sie dürften an der Übergangsstelle zwischen dem proximalen und distalen Abschnitt der Schuppen befestigt und von jenem sowohl als auch untereinander frei gewesen sein. In Analogie mit der für die weiblichen Zapfen gewählten Terminologie möchte ich in bezug auf die männlichen von *Mikrosporangien* sprechen, die aber auch *Mikrosporophylle* genannt werden können, wenn man damit nur ein mehr oder weniger abgeflachtes, Mikrosporangien tragendes Gebilde meint und von dessen phylogenetischem Ursprung absieht. Unter dieser Voraussetzung können ferner die männlichen Zapfen als *Einzelblüten* bezeichnet werden. Sehr auffallend ist der Unterschied gegenüber der Organisation der weiblichen Reproduktionsorgane bei den ältesten bekannten Koniferen, besonders den *Lebachien*, der die männlichen Zapfen aufweist. Jene stellen nämlich, wie oben erwähnt, Blütenstände mit gemischten fertilen und sterilen Schuppen in den einzelnen Strobili oder Blüten dar.

Die Mikrosporangien-schuppen oder Mikrosporophylle sind ferner *hypopeltat*, d. h. mit einem Auswuchs unterseits versehen. Dieser ist abgerundet und kürzer als der über der Ansatzstelle des proximalen Abschnittes der Schuppe befindliche, kurz- oder lang-dreieckig verschmälerte Teil. Der distale Abschnitt funktioniert offenbar als Deckung der zu derselben Schuppe gehörenden und der nächsthöheren Mikrosporangien, wozu auch die Randbehaarung (vgl. besonders Abb. 14 und 17, Taf. CLV/CLVI) beiträgt. Sowohl der proximale als auch der distale Abschnitt ist wahrscheinlich von einer Mittelader durchzogen gewesen. Ob von ihr dagegen Seitenadern zu den Sporangien abgezweigt sind, läßt sich nicht sagen.

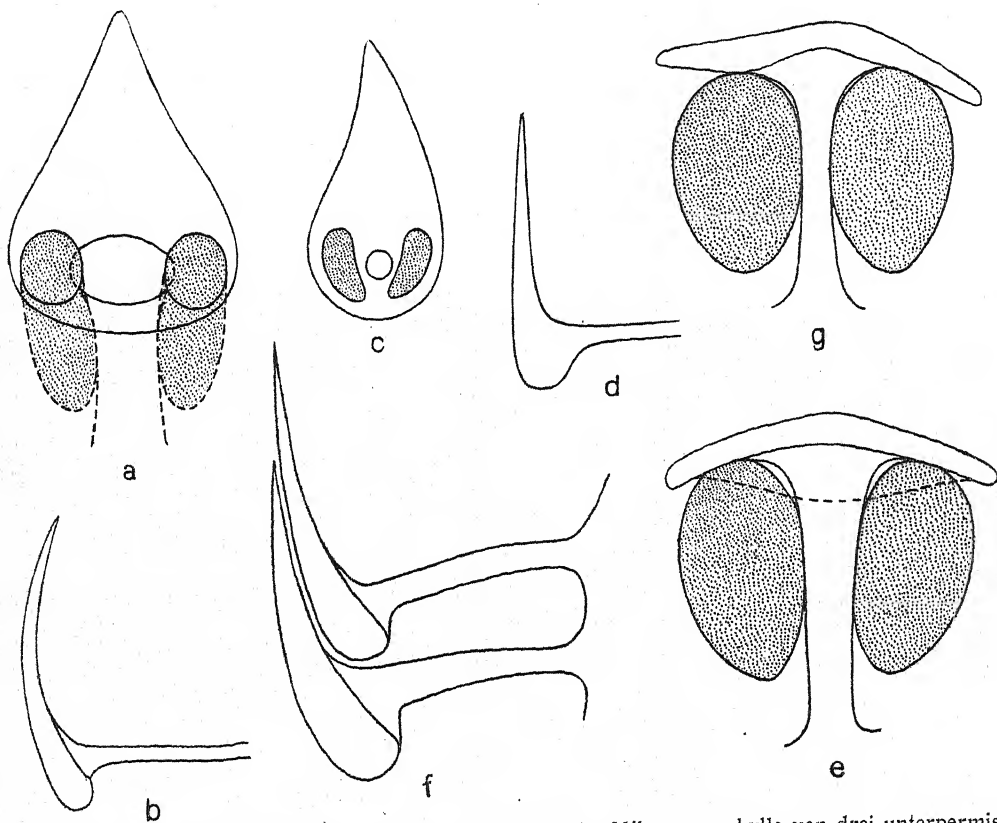
Die Seitenorgane der Zapfenachse sind alle fertil und also nicht mit sterilen Schuppen untermischt. Am Grunde der Zapfen befindet sich zwar eine sehr kurze Übergangszone zu dem vegetativen Sproßabschnitt, in der die Laubblätter sich verlängern, sich dichter zusammenschließen und in die Mikrosporophylle übergehen. Im allgemeinen sind aber die Zapfen ziemlich deutlich von der vegetativen Region abgesetzt. Die Stellung der Mikrosporophylle entspricht derjenigen der Laubblätter, d. h. sie folgen in kontinuierlicher Spirale aufeinander.

Die Mikrosporangien scheinen wenigstens in der Regel länger als dick gewesen zu sein. Wie sie sich entleert haben, ist unbekannt. Da aber nach GOEBEL (1902, p. 238 ff.) deutliche Beziehungen zwischen Lage der männlichen Koniferenzapfen und Öffnungsweise ihrer Mikrosporangien vorhanden und die Zapfen von *Lebachia* und *Ernestiodendron* in der Regel hängend gewesen sind, kann man vermuten, daß die Mikrosporangien bei diesen fossilen Formen — wie heutzutage bei z. B. *Abies*, *Larix* und *Pseudotsuga* mit gleichfalls abwärts gerichteten Zapfen — sich meist weder längs noch quer, sondern schief zur Längsachse geöffnet haben.

In Textabb. 37 sind die Mikrosporangien-schuppen oder Mikrosporophylle einiger unterpermischen Koniferen schematisch wiederhergestellt. Die Zeichnungen in *a* und *b* beziehen sich auf den in den Abb. 12—13,



Taf. XCIX/C, dargestellten männlichen Zapfen von *Lebachia hypnoides*. Die erneute Untersuchung hat mich davon überzeugt, daß die im speziellen Teil dieser Arbeit dargelegte Auffassung von seinem Bau der Wirklichkeit entspricht. Es handelt sich um hypopeltate, im distalen Abschnitt dreieckige Mikrosporangenschuppen, die je zwei längliche Mikrosporangien tragen. Diese sind beiderseits des „Stieles“ befestigt.



Textabb. 37. Wiederherstellungsbilder der Mikrosporangenschuppen oder Mikrosporophylle von drei unterpermischen Koniferen (Mikrosporangien punktiert).

- a. Mikrosporangenschuppe (Mikrosporophyll) von *Lebachia hypnoides* (vgl. Taf. XCIX/C, Abb. 12—13) in Flächenansicht. Das Bild zeigt die hypopeltate Distalpartie von der adaxialen Seite aus gesehen (durch ausgezogene Linien markiert) sowie, nach Abflachung gedacht, den proximalen stielartigen Abschnitt mit den Mikrosporangien (durch unterbrochene Linien eingezeichnet). — 17/1.
- b. Desgleichen in Seitenansicht. — 17/1.
- c. Mikrosporangenschuppe (Mikrosporophyll) von *Walchia (Lebachia?) Carpentieri* (vgl. Taf. CXXXVII/CXXXVIII, Abb. 5), von der adaxialen Seite aus gesehen. — 12,5/1.
- d. Desgleichen in Seitenansicht. — 12,5/1.
- e. Mikrosporangenschuppe (Mikrosporophyll) von *Walchianthus* spec. (vgl. Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 16—17), von der adaxialen Seite aus gesehen (ohne Abflachung der Schuppe). — 12,5/1.
- f. Zwei Mikrosporangenschuppen (Mikrosporophylle) aus demselben Zapfen von *Walchianthus* spec., in Seitenansicht. — 12,5/1.
- g. Mikrosporangenschuppe (Mikrosporophyll) von *Walchianthus* spec. (vgl. Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 23—24), von der adaxialen Seite aus gesehen (ohne Abflachung der Schuppe). — 13,5/1.

Das einzige noch bekannte Exemplar von *Walchia* (*Lebachia*?) *Carpentieri* trägt einen Zapfen, den ich in der speziellen Darstellung der vorliegenden Arbeit (S. 223) mit Fragezeichen als männlich bezeichnet habe, obwohl er im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Mehrzahl der gleichaltrigen Koniferen nicht hängend, sondern in der Verlängerung des ihn terminal tragenden Seitenzweiges letzter Ordnung gerichtet ist. Die Nachuntersuchung hat die Richtigkeit meiner Vermutung bestätigt. Die Zapfenachse trägt hypopeltate Mikrosporophylle (Textabb. 37 *c* und *d*), zu denen wahrscheinlich je zwei, zu beiden Seiten der Ansatzstelle des „Stieles“ inserierte Mikrosporangien gehört haben.

Textabb. 37 *e* und *f* zeigen schematisch die Gestalt der Mikrosporophylle des in Abb. 15—17, Taf. CLVII/CLVIII, photographierten *Walchianthus*-Zapfens. Auch hier kehrt die gleiche Organisation wieder. Der schmale, proximale Abschnitt der Mikrosporangenschuppe ist exzentrisch am breiten distalen Abschnitt angesetzt. Zu beiden Seiten der Ansatzstelle sind die allem Anschein nach länglichen Mikrosporangien befestigt, welche nicht nur untereinander, sondern wahrscheinlich auch vom stielartigen Abschnitt des Sporophylls frei gewesen sind.

Endlich soll das in den Abb. 23—24, Taf. CLXIX/CLXX, photographierte Gebilde erwähnt werden. Solche werden bisweilen an geeigneten Fundorten für unterpermische Pflanzen gefunden und kommen zusammen mit Koniferenresten vor. Als ich den Text zu Heft 1—5 meiner Arbeit verfaßte, war es mir noch nicht gelungen, diese Gebilde sicher zu deuten, und sie wurden deshalb beiseite gelassen. Erneute Untersuchung hat jedoch gezeigt, daß es sich um Querscheiben von männlichen Walchienzapfen handelt. Abb. 23 auf der genannten Tafel zeigt ein solches Gebilde in fünffacher Vergrößerung mit der Achse in der Mitte, von der anscheinend schildförmige Schuppen ausstrahlen. In Abb. 24 ist eine solche Schuppe deutlich sichtbar. Ihre Gestalt beweist, daß wir es mit Mikrosporangenschuppen zu tun haben. Textabb. 37 *g* gibt schematisch ihr Aussehen wieder. Wahrscheinlich hat sie zwei Mikrosporangien in der zuvor angegebenen Weise getragen. Das betreffende Exemplar stammt von Gottlob bei Friedrichroda im Thüringerwald, wo zahlreiche männliche Koniferenzapfen gefunden worden sind.

Vergleichen wir nunmehr die männlichen Reproduktionsorgane der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen mit denen der paläozoischen *Cordaitales* einerseits, andererseits mit denen oberpermischer und geologisch jüngerer, einschließlich rezenter Koniferen und *Taxales*! Was die Cordaiten betrifft, so muß eine besondere Untersuchung diesem Vergleich vorangehen, da verschiedene Ansichten über die Morphologie der Zapfchen sich im Laufe der Zeit geltend gemacht haben und Klarheit in dieser Beziehung heute noch fehlt.

Die männlichen Reproduktionsorgane der allem Anschein nach seit dem mittleren Perm ausgestorbenen *Cordaitales* (vgl. FLORIN 1936 a, II, p. 53) wurden zuerst von GRAND'EURY (1877, p. 227) unter dem Sammelbegriff *Cordaianthus* kurz erörtert. Er glaubte bilokuläre Staubbeutel am Ende von Staubfäden beobachtet zu haben. RENAULT (1879, p. 306) unterzog die „Gattung“ einer eingehenderen Untersuchung an Hand von echt versteinertem Material stephanischen Alters von Grand-Croix bei Saint-Étienne (Dép. Loire), Frankreich, und zerlegte sie in drei „Arten“, *Cordaianthus Penjoni*, *C. subglomeratus* und *C. Saportanus*.

Nach RENAULT schließt das junge, stets isoliert gefundene Zapfchen von *Cordaianthus Penjoni* eine recht große Anzahl spiralig um die Achse angeordneter und ihrer ganzen Länge nach auftretender Blüten ein. Diese sind sehr einfach gebaut und bestehen nur aus einigen Staubgefäßen, die entweder zu 2—3 gruppiert sind oder unter den zahlreichen, gleichfalls der ganzen Achse entlang sich findenden sterilen Brakteen isoliert auftreten. Am Achsenscheitel sind Staubgefäße verschiedenen Alters gehäuft, von denen die inneren am kürzesten und am jüngsten sind. Jedes Staubgefäß hat die Gestalt eines Staubfadens, der ein leicht modifiziertes Tragblatt darstellen dürfte und von 3—4 am Grunde verwachsenen und sich durch einen Längsriß öffnenden Pollensäcken abgeschlossen wird. In die Basis jedes Pollensacks läuft kurz ein kleiner Leitbündelstrang, der vom Leitbündel des Staubfadens ausgeht. RENAULT glaubte also, daß die Zapfchen Blütenstände darstellen. Wie GRAND'EURY (1877, p. 227) erwähnt, zeigen diese in der Regel zweizeilige Anordnung an ihrer Mutterachse. Das ganze männliche Reproduktionsorgan würde demnach nach RENAULT einen komplizierten Blütenstand ausmachen.

Die Zäpfchen von *Cordaianthus Saportanus* sind auch isoliert angetroffen worden. Ihre sterilen Brakteen stellen nach RENAULT (loc. cit., p. 308) Hüllblätter um die ausschließlich im Zentrum des Zäpfchens auftretenden Blüten dar. Die in die Basis der Pollensäcke eintretenden Leitbündelstränge treten auch hier hervor.

Die männlichen Zäpfchen von *Cordaianthus subglomeratus* (RENAULT loc. cit., p. 307) endlich weichen in ihrem Bau kaum von denen des *C. Saportanus* ab, sind aber im Anschluß an ihrer Mutterachse gefunden worden. Die Anordnung der Zäpfchen soll hier nicht zweizeilig, sondern im Gegensatz zur Mehrzahl der *Cordaianthus*-Formen allseitig sein<sup>15)</sup>. Jedenfalls gibt RENAULT an, daß es sich in bezug auf seine Abb. 1, Taf. 17, um männliche Zäpfchen handelt.

Als Zusammenfassung führt RENAULT (loc. cit., p. 308) an, daß die männlichen Blüten von *Cordaites* sehr einfach gebaut sind. „Au milieu de bractées steriles s'élèvent une ou plusieurs bractées fertiles dont le filet, à peine modifié, portait au sommet trois ou quatre loges renfermant le pollen“ (vgl. auch RENAULT 1881, p. 95).

Dieses zuerst von RENAULT beschriebene, echt versteinerte Material von männlichen Cordaitenzäpfchen ist von späteren Autoren verschieden interpretiert worden. Nach SCHENK [in SCHIMPER u. SCHENK (1884) 1890, p. 247] soll jede Blüte aus 2—4 Staubblättern mit 3—4 aufrechten Pollensäcken bestehen, welche entweder in der Achsel der Brakteen oder um den vertieften Scheitel der Zapfenachse herum stehen. Diese Stellung ließe vermuten, daß möglicherweise eine rudimentäre Samenanlage vorhanden gewesen wäre, wobei *Welwitschia* einen analogen Fall darbieten würde! Es sei hier sofort bemerkt, daß diese Vermutung gänzlich abwegig ist<sup>16)</sup>.

DE SAPORTA u. MARION (1885, pp. 87, 90, 100) sprechen von „androphylles ou feuilles transformées en support d'anthères“ an einer reduzierten sekundären Achse und dürften im Gegensatz zu RENAULT der Meinung gewesen sein, daß die männlichen Cordaitenzäpfchen einfache Blüten mit schraubig angeordneten, untereinander gemischten sterilen und fertilen Organen darstellten.

Eingehender hat sich SOLMS-LAUBACH (1887, p. 115) mit der Morphologie der männlichen Cordaitenzäpfchen beschäftigt. Was RENAULT als Staubgefäß bezeichnete, betrachtet SOLMS-LAUBACH als Blüte, weil die peripheren, angeblich blattachselständigen fertilen Organe von *Cordaianthus Penjoni* stets auf ein solches Staubgefäß reduziert sind. Der Träger der Sporangien ist für ihn also kein Filament, sondern ein Blütenstiel. Durch diese Annahme würde das gruppenweise Zusammenstehen der fertilen Organe am Achsenscheitel leichter verständlich werden. Ihre Deckblätter könnten hier verkümmert gewesen sein. Auch für SOLMS-LAUBACH ist das männliche Cordaitenzäpfchen demnach ein Teilblütenstand, dessen Blüten aber im Gegensatz zur Annahme RENAULT's überall die gleiche Gliederung besaßen. Für die Richtigkeit dieser Deutung spricht seines Erachtens auch der Umstand, daß die an der Sproßspitze vereinigten Organe alle nach den Erfordernissen akropetaler Entwicklungsfolge geordnet sind.

Das Zäpfchen von *C. Penjoni* besteht also nach der Auffassung von SOLMS-LAUBACH aus einer ziemlich dicken Achse, die von schmalen, einaderigen, spiralig gestellten Blättchen dicht umhüllt sind. An deren Spitze stehen eine oder ein paar männliche Blüten, und ebenso finden sich solche zwischen den Blättchen zerstreut, wo sie achselständig zu sein scheinen. Die einzelne Blüte, die von einem langen, zylindrischen Stiel getragen wird, ist vollkommen nackt. Sie besteht aus etwa 5—6 linealisch verlängerten, walzenförmigen, sitzenden Pollensäcken, die, an der Basis befestigt, aufrecht stehen und büschelartig divergieren. Von *C. Penjoni* unterscheiden sich nach demselben Autor die beiden anderen, von RENAULT bekannt gemachten Arten vor allem durch das Fehlen von blattachselständigen peripheren Blüten.

Nebenbei sei erwähnt, daß DELPINO (1889, p. 354) die männlichen Reproduktionsorgane der Cordaiten mit denen der heutigen Podocarpeen verglich und behauptete, daß die Cordaiten auf Grund ihrer morphologischen Verhältnisse zur Gattung *Podocarpus* gerechnet werden müßten!

Eine gegenüber sowohl der Auffassung von RENAULT als auch der von SOLMS-LAUBACH abweichende, aber derjenigen von DE SAPORTA u. MARION sich anschließende Deutung der männlichen Cordaitenzäpfchen hat H. POTONIE (1899, p. 267) gegeben. Nach ihm handelt es sich um achselständige zäpfchen- oder blüentragende Blütenstände. Die Blüten bestehen aus einer dicken Achse, der einerseits sterile Schuppenblätter, andererseits sowohl am Gipfel als auch (bei einer Art) unterhalb desselben kurze oder lange Träger ansitzen, die in meist 6 voneinander getrennte, zylindrische, sich nach innen öffnende Pollensäcke ausgehen. Ob die peripheren Träger blattachselständig waren, schien ihm unsicher. Die Träger dürften ferner nach ihm denselben Querschnitt wie die sterilen Blätter gezeigt haben, also nicht zylindrisch gewesen sein. Danach könnte man, meint er, die in Rede stehenden männlichen Zäpfchen für Blüten halten, bei denen einzelne, vorwiegend die gipfelständigen Blätter

<sup>15)</sup> Vgl. C. E. BERTRAND 1911, p. 19, Note.

<sup>16)</sup> In einer späteren Arbeit (1888, p. 145) hielt SCHENK statt dessen die unten angeführte Auffassung von SOLMS-LAUBACH für richtig.



wenig geeignet. Es ist auch wahrscheinlich, daß Verschiebungen und Drehungen während des Zuwachses des Zäpfchens und vor allem im Zusammenhang mit dessen Fossilisierung zum Teil die wahrzunehmenden Unregelmäßigkeiten veranlaßt haben. Obwohl aber RENAULT vermutet hat, daß die peripheren fertilen Organe achselständig wären, so geht dies aus seiner Zeichnung keineswegs hervor. Auch wenn sekundäre Verschiebungen der Schuppen stattgefunden haben sollten, würden nämlich diese die vermeintlichen, von den „Stielen“ der Mikrosporangienbüschel und den zugehörigen Tragblättern zusammengesetzten, relativ festen Verbände kaum in der Weise betroffen haben, daß ihre einzelnen Teile seitlich nennenswert hätten auseinandergedrängt werden können. Da ein Tragblatt zu fehlen scheint, widerspiegelt dies daher das tatsächliche Verhalten. Die Richtigkeit dieser Vermutung wird bei der Betrachtung der Abb. 1, Taf. CLXIX/CLXX, bestätigt. Diese zeigt eine recht große Zahl (gegen 40) im geraden oder schiefen Querschnitt getroffene, und in Parastichen angeordnete Schuppen ohne jede Spur von Tragblättern. Da mehrere von ihnen — besonders nach Abb. 2, Taf. CLXIX/CLXX — fertil gewesen sein müssen, so kann man annehmen, daß derartige Tragblätter gefehlt haben und daß die Mikrosporangenschuppen eine derjenigen der sterilen Schuppen entsprechende Stellung eingenommen haben. Für die Homologie der fertilen und sterilen Schuppen bzw. Schuppenzipfel spricht weiterhin Abb. 6, Taf. CLXXI/CLXXII, in der ein Mikrosporangium dargestellt ist, das an der Spitze steril geworden und mit einer an die des Mikrosporophylls und der sterilen Schuppe erinnernden Textur versehen ist. Die sterilen und fertilen Schuppen sind in etwa gleichmäßigen Abständen zusammen in einer kontinuierlichen Spirale angeordnet gewesen. Die erwähnten Schiffe geben keinen Grund zur Annahme, daß die peripheren Mikrosporangenschuppen eine von der der Scheitelständigen abweichende Stellung an der Achse eingenommen hätten.

Übereinstimmende Ergebnisse erhalten wir bei der Betrachtung des in Abb. 1, Taf. CLXXI/CLXXII, im Querschnitt photographierten Mikrosporangenschuppenkomplexes. Dieser zeigt mehrere Sporangienbüschel bzw. distalwärts quergeschnittene Mikrosporophylle sowohl im Zentrum als auch gegen die Peripherie hin (vgl. Abb. 2—4 auf derselben Tafel) und gehört daher zu *Cordaianthus Penjoni*, obwohl sein Durchmesser kleiner ist (3,9—4,7 mm) als bei dem oben besprochenen, durch Längsschliffe vertretenen Zäpfchen. Auf Grund der Anordnung der peripheren Schuppen meine ich aber, daß mehrere der ursprünglich vorhandenen in dem genannten Querschliff fehlen und daß das Zäpfchen folglich dicker gewesen ist. In Textabbildung 38a ist dieser Querschliff gezeichnet. Die punktierten Flächen stellen Mikrosporangien bzw. Mikrosporophylle mit sichtbaren Sporangienbasen und die schraffierten Flächen in ihrem distalen Teil quergeschnittene Sporophylle dar. Wahrscheinlich waren noch weitere Schuppen fertil (vgl. Abb. 1—2, Taf. CLXIX/CLXX), obwohl dies hier nicht sicher zu entscheiden ist, da fertile und sterile Schuppen basalwärts stets ein übereinstimmendes Querschnittsbild haben. Ich habe versucht, sämtliche vorhandenen Schuppen nach der Grundspirale zu numerieren. Es zeigte sich jedoch, daß in der peripheren Zone mehrere Schuppen fehlen und daß außerdem manche der erhalten gebliebenen so beträchtliche tangential Verschiebungen aufweisen, daß die Numerierung nicht vollständig durchgeführt werden konnte. Im Zentrum sind aber besonders die links-windenden Fünfer- und die rechtswindenden Achterzeilen (Textabb. 39a) gut zu unterscheiden. Sie können bis an die äußeren fertilen Schuppen verfolgt werden. Die Numerierung der Schuppen nach der Grundspirale wurde daher von innen nach außen vorgenommen. Insgesamt trug die Zäpfchenachse hier wahrscheinlich über 100 Schuppen.

Die Textabb. 38a und 39a zeigen, daß drei ontogenetisch aufeinanderfolgende Schuppen innerhalb des Umlaufs der Grundspirale stehen. Messungen haben ergeben, daß die Divergenzen innerhalb der Dreierzeilen zwischen  $37^{\circ}$  und  $81^{\circ}$  variieren — drei extreme und ungewisse Werte aus dem Zentrum dabei unberücksichtigt gelassen — und einen Mittelwert von  $54^{\circ}$  zeigen. Was die Fünferzeilen betrifft, so sind die entsprechenden Winkelwerte  $11^{\circ}$ — $54^{\circ}$  und  $31^{\circ}$ , während sie für die Achterzeilen  $9^{\circ}$ — $37^{\circ}$  und  $24^{\circ}$  betragen. Die mittleren Divergenzwinkel der Parastichen stimmen mit denjenigen ziemlich nahe überein, die SCHOUTE (1925 a, pp. 120—121) für ein weibliches Zäpfchen von *Cordaianthus Zeileri* RENAULT aus der gleichen Gegend gefunden hat ( $53^{\circ}$ ,  $32^{\circ}$  und  $22^{\circ}$ ). Die fundamentale Divergenz beträgt in beiden Fällen etwa  $138^{\circ}$  (der für *Cordaianthus Penjoni* gefundene Mittelwert ist  $138,5^{\circ}$ ) und nähert sich also dem „Grenzwert“ der SCHIMPER-BRAUN'schen Hauptreihe, d. h. dem HIRMER'schen Limitdivergenzwinkel von  $137^{\circ} 30' 28''$ . Wie bei dem von SCHOUTE untersuchten Samenschuppenkomplex ist eine beträchtliche Variabilität der Divergenzwinkel auch bei dem besprochenen männlichen Zäpfchen von *C. Penjoni* zu finden.

Die sonst in der Sammlung der paläobotanischen Abteilung des Naturhistorischen Reichsmuseums zu Stockholm befindlichen, echt versteinerten männlichen Cordaitenzäpfchen aus dem Stephan von Grand'Croix gehören sämtlich zu *Cordaianthus Saportanus* RENAULT. Dies gilt somit für alle in Abb. 6—11, Taf. CLXVII/CLXVIII, Abb. 3—4, Taf. CLXIX/CLXX, und Abb. 12, Taf. CLXXI/CLXXII, dargestellten Zäpfchen. Der Vergleich zwischen den in Abb. 3—4, Taf. CLXIX/CLXX, photographierten Querschnitten könnte zwar Zweifel über die Richtigkeit dieser Vermutung erwecken, da die Mikrosporangien ungleich groß sind. Es kann sich aber hier sowohl um verschiedene Altersstadien als auch um verschiedene Erhaltungszustände handeln. So scheint das Zäpfchen in Abb. 3 jünger und hinsichtlich der Mikrosporangien schlechter erhalten zu sein als das in Abb. 4

vorhandene, wo die Sporangien größer und teilweise mit Pollen gefüllt sind. In der genannten Sammlung fehlen dagegen Zäpfchen, die mit *Cordaianthus subglomeratus* RENAULT identifiziert werden können.

Die Zäpfchen von *Cordaianthus Saportanus* sind schwach abgeflacht und 6–8 mm lang. Ihr größter Durchmesser beträgt ca. 3,5–4,5 mm und ihr kleinster ca. 2,5–3,1 mm. Die ca. 2,5–3 mm lange und 1–1,5 mm dicke Achse weist radiäre Organverteilung auf und trägt zahlreiche, dicht gestellte, übereinandergreifende, bifaziale, lineal-lanzettliche, ungestielte, meist 0,5 bis 2 mm breite, auf beiden Seiten stumpf gekielte Schuppen. Distalwärts sind diese zunächst allmählich stark abgeflacht, oberseits flach und unterseits schwach gerundet, aber gleichzeitig besonders in der Peripherie des Zäpfchens mehr oder weniger ausgeprägt kahnförmig. Die Schuppen sind ferner am Grunde meist abstehend bis gespreizt, richten sich aber schnell aufwärts und biegen sich im apikalen Teil des Zäpfchens sogar etwas einwärts um den Achsenscheitel herum. Die meisten Schuppen sind steril. Fertile finden sich nur am Achsenscheitel, wo sie dicht gedrängt stehen und aufwärts gerichtet sind. Die Bildung der Mikrosporangenschuppen war demnach bei dieser Art im Gegensatz zu *Cordaianthus Penjoni* auf eine kurze und im wesentlichen zusammenhängende Periode kurz vor dem Abschluß des Längenwachstums des Zäpfchens beschränkt. Nur in Einzelfällen kommt es vor, daß in einem Längsschliff einzelne normal gestaltete sterile Schuppen innerhalb des fertilen Bereichs stehen (vgl. Abb. 9, Taf. CLXVII/CLXVIII, rechts). Aus Abb. 7, Taf. CLXVII/CLXVIII, scheint außerdem hervorzugehen, daß im Innern fehlgeschlagene Mikrosporangenschuppen vorhanden sein können, die die Gestalt solcher Schuppen haben und also im distalen Teil gegabelt, aber steril geblieben sind (vgl. PORONIE's Auffassung bzw. über das gelegentliche Sterilwerden von Sporangien spitzen bei *Cordaianthus Penjoni*). Sonst sind die sterilen Schuppen stets einfachspitzig, spitz oder stumpf und einaderig. Die Mikrosporangenschuppen (Abb. 13–18, Taf. CLXXI/CLXXII, Textabb. 38 f–i) tragen am verdickten abgerundeten Ende einen terminalen, aus meist 4–5 schmal-zylindrischen, ungestielten, aufrechten und wenig gebogenen Mikrosporangien bestehenden Büschel. Die zuerst einfache, von einem annähernd kreisförmigen und wahrscheinlich konzentrisch-amphicribalen Leitbündel mit zentralem Protoxylem (Abb. 19–20, Taf. CLXXI/CLXXII) gebildete Ader dieser Schuppen teilt sich wiederholt distalwärts und sendet je einen Zweig in die Sporangienbasen (Abb. 11, Taf. CLXVII/CLXVIII, Textabb. 38 f). Die Sporangien sind 0,9–1,7 mm lang und öffnen sich oberhalb der basalen Region durch einen Längsriß auf der nach innen gewendeten Seite.

Abb. 10, Taf. CLXVII/CLXVIII, und Abb. 3, Taf. CLXIX/CLXX, die zwei Querschnitte durch dasselbe männliche Zäpfchen von *Cordaianthus Saportanus* zeigen, geben genauere Auskunft über die Anordnung der Schuppen an der Achse. Der tiefer geführte ist in Textabb. 40 A wiedergegeben. Die sterilen und fertilen Schuppen sind — unter Ausschluß von den beiden äußersten, hinsichtlich ihrer Stellung unsicheren Schuppen<sup>10)</sup> — in ihrer ontogenetischen Aufeinanderfolge numeriert. Die fertilen Schuppen sind offenbar gleich den sterilen um die Achse gestellt. Beide Kategorien befinden sich längs einer diese rings umlaufenden, einfachen Spirale, der Grundspirale, in etwa gleichen Abständen angeordnet. Sekundäre Modifikationen — Drehungen und tangentielle Verschiebungen von der ursprünglichen Anordnung, die entweder im Leben während des Zuwachses des Zäpfchens oder auch bei der Fossilisierung durch mechanische Beeinflussung entstehen könnten — treten hier meist nicht sehr stark hervor. Die Betrachtung der Textabb. 40 A zeigt ferner, daß auch hier drei aufeinanderfolgende Schuppen innerhalb des Umlaufs der Grundspirale stehen und daß die Schuppen Parastichen bilden (vgl. Textabb. 40 B), von denen die linkswindenden Fünfer- und die rechtswindenden Achterzeilen in die Augen fallen. Die vorgenommenen Messungen haben ergeben, daß die Divergenzen innerhalb der Dreierzeilen in der Regel zwischen 33° und 75° variieren und einen Mittelwert von 53° zeigen. Was die Fünferzeilen betrifft, so sind die entsprechenden Winkelwerte 18°–50° und 29°, während sie für die Achterzeilen 14°–44° und 24° betragen. Die gefundenen mittleren Divergenzwinkel der Parastichen stimmen mit denjenigen gut überein, die wir oben für ein Zäpfchen von *Cordaianthus Penjoni* festgestellt haben. Die fundamentale Divergenz beträgt auch in diesem Fall etwa 138° (der gefundene Mittelwert ist 137,7°). Eine Untersuchung des in Textabb. 40 C–D dargestellten, höher geführten Querschnittes durch das soeben besprochene männliche Zäpfchen von *Cordaianthus Saportanus* gibt übereinstimmende Resultate. Da das Zäpfchen hier umgekehrt betrachtet wird, sind die eingetragenen Fünferzeilen rechts- und die Achterzeilen linkswindend.

Der in den Abb. 1–2, Taf. CLXXI/CLXXII, sowie in den Textabb. 38 a und 39 a dargestellte Querschliff eines männlichen Zäpfchens von *Cordaianthus Penjoni* ist nicht nur für die oben schon erörterte Frage von der Stellung der fertilen und sterilen Schuppen an der Kurztriebachse von Bedeutung, sondern gibt daneben — trotz des nicht ganz befriedigenden Erhaltungszustandes — einen wertvollen Einblick in diejenigen sehr bemerkenswerten Gestaltungsverhältnisse, die die distale Region der Mikrosporangenschuppen von *Cordaianthus* charakterisieren. Die unter stärkerer Vergrößerung aufgenommenen Photographien in Abb. 2–4, Taf. CLXXI/CLXXII, zeigen in verschiedenem Niveau quergeschnittene derartige Schuppen oder Mikro-

<sup>10)</sup> Wahrscheinlich stellen diese (0<sub>1</sub> und 0<sub>2</sub>) die beiden ersten Schuppen der Zäpfchenachse dar (Vorblätter).

sporophylle. Ein Vergleich der Querschliffe läßt ohne Schwierigkeit ihre Reihenfolge am einzelnen Sporophyll erkennen. Man findet, daß die in der mittleren Querzone der Spreite stark abgeflachten Schuppen sich am distalen Ende wesentlich verdicken. Gleichzeitig tritt die erste isotome Gabelung der Ader ein. Die Schuppenspreite wird plötzlich zusammengezogen und geht rasch in die Basis des Sporangienbüschels über, die zunächst einen Hohlraum in ihrer Mitte aufweist [Abb. 2 (oben links) und Abb. 3, Taf. CLXXI/CLXXII] und später in zwei rechtwinklig zur Spreitenebene orientierte, einander gegenüberstehende, gekielte und oberseits ausgehöhlte Schüppchen geteilt wird (Abb. 4, Taf. CLXXI/CLXXII; vgl. Abb. 9 auf derselben Tafel). In diese laufen je drei kleine Leitbündel hinein (vgl. Textabb. 38 *b*), die durch anscheinend simultane Teilung der zuerst entstandenen beiden Gabeladern gebildet wurden. Die beiden Schüppchen lösen sich rasch in je drei aufrechte und oberhalb der Basis voneinander freie Mikrosporangien auf, welche gegeneinander gekrümmt sind und sich bei der Reife auf der Innenseite öffneten (vgl. Abb. 7, Taf. CLXXI/CLXXII, und Textabb. 38 *d*). Die Sporangien bilden also hier zwei Dreiergruppen, die von den Verzweigungen je einer aus der einfachen Medianader der Schuppenspreite entstandenen Gabelader versorgt sind (siehe auch Abb. 5, Taf. CLXXI/CLXXII, und Textabb. 38 *c*). Abb. 11, Taf. CLXXI/CLXXII, zeigt in der Mitte eine etwas schief geschnittene Mikrosporangien- und Schuppenschuppe mit der Basis ihres schlecht erhaltenen Sporangienbüschels. Links tritt ein von den bei *Cordiaanthus Penjoni* beiderseits des Sporangienbüschels vorhandenen distalen Zipfeln der Schuppenspreite hervor. Er hebt sich gut von den Sporangienbasen ab und stimmt histologisch ganz sowohl mit der mittleren Querzone der Sporophyllspreite als auch mit den sterilen Schuppen überein. In Textabb. 39 *b—g* ist eine Querschnittsserie durch die distale Region einer Mikrosporangien- und Schuppenschuppe von *Cordiaanthus Penjoni* mit ihrem Sporangienbüschel wiederhergestellt. *b* zeigt die mittlere Querzone und *c* die distale verdickte Partie der Spreite mit der hier stattfindenden ersten Teilung der Ader. *d* stellt die in der Mitte ausgehöhlte Basis des Sporangienbüschels mit sechs kleinen Adern dar, die durch Dreiteilung jeder der beiden in *c* entstandenen Gabeladern ihren Ursprung genommen haben. Beiläufig sei erwähnt, daß diese Dreiteilung wahrscheinlich als eine stark abgekürzte wiederholte Gabelung aufzufassen ist. In *e* hat sich die Basis des Sporangienbüschels in zwei rechtwinklig gegen die Schuppenspreite gestellte Schüppchen geteilt, in welchen die Endzweige der Mittelader der Spreite aufhören. *f* und *g* zeigen die Auflösung dieser Schüppchen in je drei Mikrosporangien, die sich in der Weise orientieren, daß in jeder Dreiergruppe zwei innere Sporangien gegeneinander gekrümmt sind und parallel der Ebene der Mutterschuppe stehen, während der dritte und äußere von ihnen oberhalb seiner Basis gegen das Zentrum der Gruppe gekrümmt und etwa rechtwinklig zu ihren Nachbarn orientiert ist.

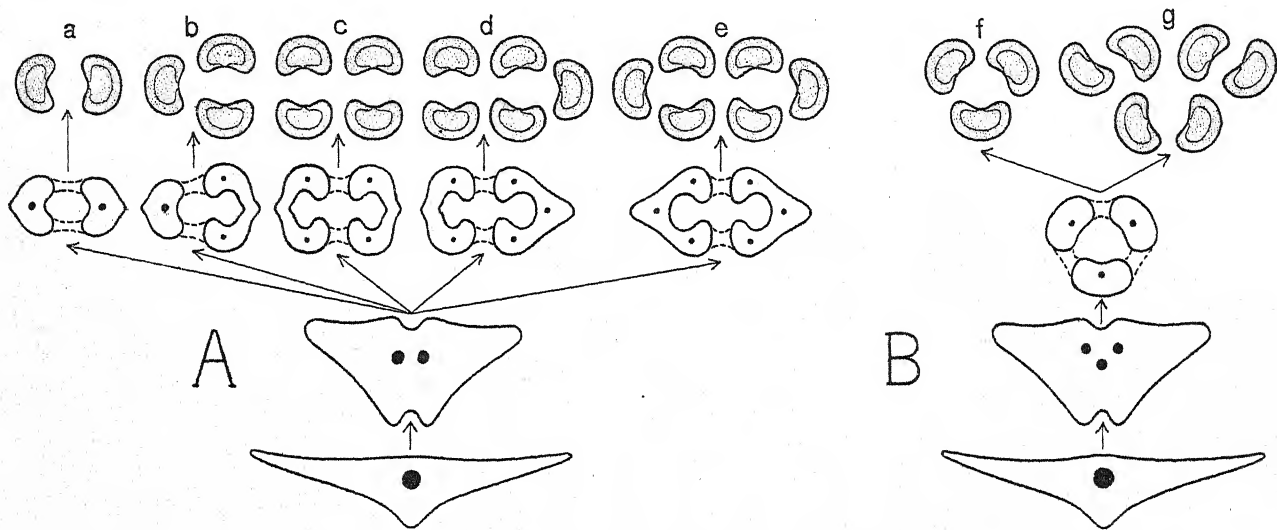
In dem soeben besprochenen Fall trägt die Mikrosporangien- und Schuppenschuppe 6 Sporangien. Diese Zahl ist bei *Cordiaanthus Penjoni* maximal und kommt auch am häufigsten vor. Bei *C. Saportanus* dagegen tragen, wie erwähnt, die fertilen Schuppen meist nur je 4—5 Mikrosporangien. Ohne Zweifel stimmen jedoch die Mikrosporangien- und Schuppenschuppen bei beiden Arten prinzipiell überein. Abb. 18, Taf. CLXXI/CLXXII, weist eine Anordnung der Sporangien auf, die genau mit der in Abb. 7 auf derselben Tafel dargestellten übereinstimmt; nur fehlt das äußere Sporangium in der linken Gruppe. In Abb. 17 auf derselben Tafel sind nur vier Mikrosporangien ausgebildet, die ihrer Stellung nach ganz den mittleren in der soeben genannten Abb. 7 entsprechen. Zwei Stadien in der ersten Gabelung des Sporangienbüschels in seiner basalen Region sind endlich in Abb. 14 und 15, Taf. CLXXI/CLXXII, zu sehen. Offenbar weicht *Cordiaanthus Saportanus* in bezug auf die Morphologie der Mikrosporangien- und Schuppenschuppen von *C. Penjoni* nur unwesentlich ab. Die Unterschiede hängen mit der meist kleineren Anzahl der Sporangien zusammen.

Die Textabb. 41 *Ac—Ad* zeigen im Querschnitt schematisch die typischen Gestaltungsverhältnisse der Mikrosporangien- und Schuppenschuppen oder Mikrosporophylle bei *Cordiaanthus*. *Ac* entspricht Abb. 17, Taf. CLXXI/CLXXII, und Textabb. 38 *f—h* (*C. Saportanus*), *Ad* Abb. 18, Taf. CLXXI/CLXXII, und Textabb. 38 *i* (*C. Saportanus*), *Ae* Abb. 7 und 9, Taf. CLXXI/CLXXII, Textabb. 38 *b* und *d* sowie Textabb. 39 *g* (*C. Penjoni*). Es liegt nahe zu vermuten, daß auch noch die in *Aa* und *Ab* dargestellten Alternative mit 2 bzw. 3 Sporangien ausnahmsweise vertreten gewesen sind. *Ab* ist dabei vielleicht weniger wahrscheinlich als *Aa*, aber andererseits ist ungleiche Ausbildung der linken und rechten Hälfte der Basis des Sporangienbüschels in *Ad* sicher belegt. Auffallend ist, daß die Mikrosporangien- und Schuppenschuppen von *Cordiaanthus*, obwohl sie blattähnlich sind, sich ausgesprochen cruciat gabeln, d. h. jede folgende Gabelungsebene schneidet die vorhergehende rechtwinklig. Diese Art der dichotomen Verzweigung tritt sonst an radiären Achsen auf, während die flabellate an bilaterale und dorsiventrals Organe gebunden ist (vgl. TROLL 1937, p. 474, und 1938—1939, p. 1433). Die cruciate Gabelung der Mikrosporangien- und Schuppenschuppen und das annähernd kreisförmige, wahrscheinlich konzentrisch-amphicribrale und mit mesarchem Xylem ausgerüstete mediane Leitbündel ihrer Spreite deuten darauf hin, daß sie phylogenetisch auf radiäre, achsenähnliche Organe zurückgehen.

Aus Abb. 8, Taf. CLXXI/CLXXII (vgl. Textabb. 38 *e*), die einen Sporangienbüschel von *Cordiaanthus Penjoni* im Querschnitt darstellt, zu urteilen, dürfte dieser ausnahmsweise abweichend gestaltet gewesen sein. Die Mikrosporangien



scheinen nämlich hier nicht zwei Dreiergruppen, sondern drei Paare zu bilden, womit im Zusammenhang steht, daß die einzelnen Sporangien anders im Verhältnis zur Spreitenebene als in Abb. 7, Taf. CLXXI/CLXXII, orientiert sind. Falls diese Abweichungen vom Schema nicht bloß sekundär entstanden sind, kann man annehmen, daß sie auf eine simultane Dreiteilung statt der normalen Gabelung der Basis des Sporangienbüschels zurückgehen. Wir erhalten folglich das in Textabb. 41 B dargestellte Schema. Im zweiten Querschnitt, von unten gerechnet, ist eine Dreiteilung der Medianader anzunehmen. Die vermutlich zunächst ringförmige Basis des Sporangienbüschels löst sich in drei, statt normal zwei, Schüppchen auf, von denen jedes dann durch Gabelung zwei Sporangien erzeugt (*Bg*). Theoretisch endlich ist auch der in *Bf* konstruierte Fall denkbar, wo angenommen wurde, daß die drei basalen Schüppchen des Büschels nur je ein Sporangium gebildet haben. Sicher ist jedoch,



Textabb. 41. A. Wiederherstellung des Aufbaues der Mikrosporangien von *Cordaitanthus* mit [2 (a), 3 (b)], 4 (c), 5 (d) bzw. 6 (e) Sporangien, durch distalwärts aufeinanderfolgende Querschnittsbilder veranschaulicht (Mikrosporangien punktiert).

B. Wiederherstellung eines in Ausnahmefällen vermutlich vorgekommenen Aufbaues derartiger Mikrosporangien von *Cordaitanthus* mit [3 (f) bzw.] 6 (g) Sporangien, gleichfalls durch distalwärts aufeinanderfolgende Querschnittsbilder veranschaulicht (Mikrosporangien punktiert).

daß die Alternativen *Bg* und *Bf* sehr selten gewesen sind. Wie wir in einem späteren Kapitel sehen werden, hat die bei ihnen eintretende direkte Dreiteilung des Sporophylls und seiner Medianader gewissermaßen ihr Gegenstück im Verhalten der Samenschuppen und ihrer Medianader in den weiblichen Cordaitenzäpfchen.

Echt versteinertes Material, das wahrscheinlich männliche Reproduktionsorgane von Cordaiten darstellt, ist außerdem durch SCOTT (1919, p. 1) aus der englischen und durch HIRMER (1932, p. 122) aus der westfälischen Steinkohlenformation bekannt geworden. Die Zäpfchen saßen in den Achseln von Tragblättern, welche in alternierend zweizeiliger Anordnung der Hauptachse entsprangen. Sie waren jedoch unvollständig erhalten.

Fassen wir zusammen, so ist festzustellen, daß weder RENAULT noch SOLMS-LAUBACH den Aufbau der männlichen Reproduktionsorgane bei den Cordaiten richtig dargestellt haben. H. POTONIÉ kommt noch der Wahrheit am nächsten. Die Zäpfchen oder Mikrosporangienkomplexe sind keine Blütenstände, sondern einfache Mikrostrobili oder Blüten, d. h. fertile Sprosse beschränkten Wachstums, die den Achseln von (wenigstens in den meisten Fällen) alternierend zweizeilig an der Hauptachse eines einfachen Blütenstandes angeordneten Tragblättern entspringen. Die Achse des einzelnen Zäpfchens trägt zahlreiche, spiralig gestellte Schuppen, die teils normal einfachspit-

zig und steril, teils durch eine akroge und in der Regel als cruciate Gabelung zu charakterisierende Teilung der Spreite in einen Mikrosporangienbüschel ausgehen, der aus meist 4–6 terminalen, aufrechten Mikrosporangien besteht. Die Mikrosporangien- schuppen oder Mikrosporophylle<sup>20)</sup> treten entweder fast der ganzen Zäpfchenachse entlang auf (*Cordaianthus Penjoni*) oder sind auf den Achsenscheitel beschränkt (*C. Saportanus*). Die sterilen und fertilen Schuppen nehmen die gleiche Stellung an dieser Achse ein und sind in etwa gleichen Abständen längs einer sie rings umlaufenden einfachen Spirale, der Grundspirale, angeordnet. Die einfache Ader der Mikrosporangien- schuppen teilt sich in der Regel einmal durch isotome Gabelung in der distalen Region der Spreite. Entweder tritt dann eine zweite isotome Gabelung in den beiden Gabelzweigen ein, oder es findet in dem einen diese Gabelung und in dem anderen eine Dreiteilung statt, oder es werden beide Gabelzweige dreigeteilt. In die Sporangienbasen tritt je ein Endzweig.

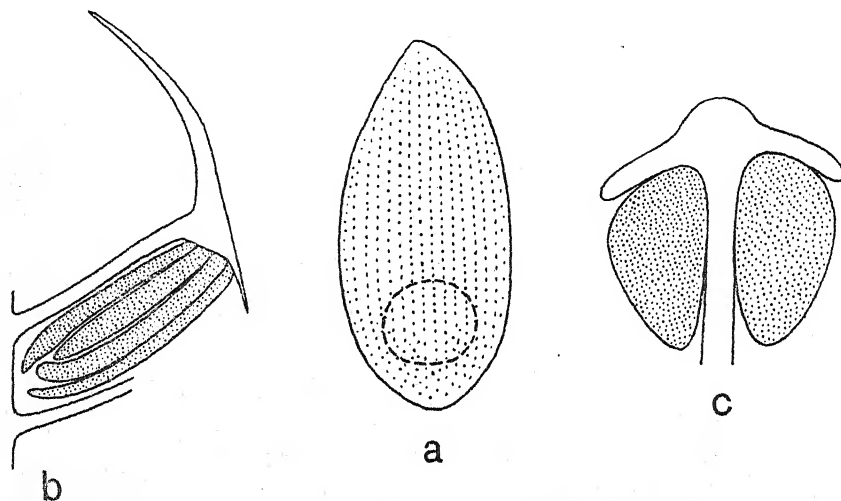
Ein Vergleich zwischen den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen und den gleichfalls paläozoischen Cordaiten in bezug auf die Morphologie der männlichen Reproduktionsorgane zeigt sehr bemerkenswerte Verhältnisse. Es handelt sich in beiden Gruppen um Mikrostrombili oder männliche Blüten mit radiärer, spiraliger Organverteilung um eine Achse beschränkten Wachstums. Jedoch trägt die Blütenachse bei den ältesten bekannten Koniferen lauter Mikrosporangien- schuppen oder Mikrosporophylle, die außerdem hypopeltat, hyposporangiat und bisporangiat sind, während bei den Cordaiten die Mikrosporophylle weitgehend mit sterilen Schuppen untermischt auftreten, keine Art von „Peltation“ aufweisen und akrosporangiat sind, d. h. terminale Büschel von meist 4–6 Mikrosporangien tragen. In ihrer allgemeinen Organisation erinnern die Mikrosporangien- schuppenkomplexe der Cordaiten weit mehr an die Samenschuppenkomplexe als an die männlichen Zapfen der Lebachien. Außerdem ist hervorzuheben, daß die Mikrostrombili der Cordaiten zu wahrscheinlich achselständigen Blütenständen vereinigt sind, während sie bei den oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen stets einzeln terminal an beblätterten, gewöhnlichen Seitensprossen letzter Ordnung auftreten (vgl. S. 118–120). Damit steht im Zusammenhang, daß bei den Cordaiten die Mikrosporophylle morphologisch sehr stark von den Laubblättern abweichen. Bei den gleichzeitigen Koniferen dagegen gehen die Laubblätter am Grunde der Zapfen allmählich in die Mikrosporophylle über, welche in Gestalt — von außen gesehen — und in Größe eine weitgehende Ähnlichkeit mit ihnen aufweisen.

Ebenso stark weichen die einzeln sitzenden Mikrostrombili gewisser oberpermischer Koniferen von den männlichen Reproduktionsorganen der Cordaiten ab. Wie HIRMER (1937, p. 21) kürzlich bemerkt hat, sind die männlichen Zapfen der älteren Koniferen überhaupt sehr wenig bekannt, was mit ihrer meist mangelhaften Erhaltung zusammenhängt. Für unseren Vergleich der oberkarbonisch-unterpermischen mit den oberpermischen Formen kommen daher nur *Masculostrobilus Harassowitzi* FLORIN aus dem mittleren Zechstein von Büdingen in Oberhessen (FLORIN 1929 b, p. 259) und einige vermutlich zur Gattung *Ullmannia* GOEPP. zu rechnende männliche Koniferenzapfen aus dem Zechstein von Hessen, Sachsen und der Provinz Sachsen in Betracht.

In Textabb. 42 a–b sind die Mikrosporangien- schuppen oder Mikrosporophylle von *Masculostrobilus Harassowitzi* wiederhergestellt. Wie bei den unterpermischen Koniferen, handelt es sich hier um Zapfen mit spiralig angeordneten, hypopeltaten und hyposporangiaten Sporophyllen ohne Untermischung mit sterilen Schuppen. Auf der Unterseite des Sporophylls befinden sich aber bei dem oberpermischen Zapfen nicht nur

<sup>20)</sup> Dieser Ausdruck ist hier wie im vorhergehenden ohne phylogenetisches Beiwerk zu verstehen.

zwei, sondern mehrere (wahrscheinlich ca. 6), vom proximalen stielartigen Teil des Sporophylls sowohl als auch unter sich freie Mikrosporangien, die in der Nähe des „Stieles“ am distalen Sporophyllteil ihren Ursprung nehmen dürften. In Zahl und Gestalt der Mikrosporangien erinnert zwar *M. Harrassowitzi* an die Cordaiten. In der Gestalt der Mikrosporangenschuppen aber ist einerseits ein beträchtlicher Unterschied vorhanden, andererseits große Ähnlichkeit mit *Lebachia* und verwandten Formen festzustellen. Ob *M. Harrassowitzi* zu *Pseudovoltzia* oder irgend einer anderen schon bekannten Kombinationsgattung gehört hat, läßt sich zur Zeit nicht sicher entscheiden, da geeignetes Material mit Epidermisstruktur der Mikrosporophylle noch fehlt. Das Büdinger Exemplar läßt zwar vermuten, daß die Spaltöffnungsapparate wie bei den



Textabb. 42. a--b. Wiederherstellungsbilder der Mikrosporangenschuppen (Mikrosporophylle) von *Masculostrobus Harrassowitzi* FLORIN aus dem oberhessischen Zechstein (vgl. FLORIN 1929b, Taf. 5, Abb. 8—9). — 6,5/1.

a. Distalpartie einer Mikrosporangenschuppe von der Außenseite (abaxialen Seite) gesehen.

b. Mikrosporangenschuppe (Mikrosporophyll) aus dem apikalen Teil eines männlichen Zapfens (Mikrosporangien punktiert).

c. Wiederherstellungsbild einer Mikrosporangenschuppe, die wahrscheinlich zur Gattung *Ullmannia* GOEPP. [*U. frumentaria* (SCHLOTH.) GOEPP. ?] gehört (vgl. Abb. 13—14, Taf. CLXIX/CLXX, in der vorliegenden Arbeit; Mikrosporangien punktiert). — 3,4/1.

Laubblättern von *Pseudovoltzia* nicht in Streifen, sondern in parallelen Einzelreihen angeordnet waren. Dieselbe Anordnung zeigt auch *Ullmannia*. Im folgenden kann jedoch wahrscheinlich gemacht werden, daß die Ullmannien im Gegensatz zu *Masculostrobus Harrassowitzi* durch bisporangiate Mikrosporangenschuppen gekennzeichnet waren.

Ansitzende männliche Zapfen von *Ullmannia* sind nur ausnahmsweise gefunden worden. SOLMS-LAUBACH (1884, Taf. I, Abb. 9) bildet einen solchen Fall ab [vgl. WEIGELT 1928, p. 556, Taf. XXX, Abb. 13, unter dem Namen *Strobilifer frumentarius* (SCHLOTH.) WEIGELT<sup>21)</sup>]; der Zapfen ist aber nach WEIGELT (loc. cit., p. 557)

<sup>21)</sup> WEIGELT hat unter diesem Namen offenbar verschiedene Dinge zusammengeworfen. Auf sein „*Archaeopodocarpus germanicus*“ näher einzugehen, liegt hier kein Grund vor.



schlecht erhalten. Ein zweiter Fall findet sich wahrscheinlich bei GEINITZ (1880, Taf. III, Abb. 3; vgl. Abb. 10, Taf. CLXIX/CLXX, in der vorliegenden Arbeit). Dieser Autor stellte sich zwar vor, daß der Zapfen zu dem benachbarten belaubten Zweig von *Ullmannia frumentaria* (SCHLOTH.) GOEPP. gehört hatte, glaubte aber nicht, daß dieser Zusammenhang sich an dem betreffenden Stück direkt nachweisen ließ. WEIGELT hat ebenfalls Zweifel darüber geäußert. Meines Erachtens ist der Zusammenhang wenigstens als sehr wahrscheinlich anzunehmen. Daß der Zapfen männlich ist, konnte an einem ganzen Haufen von Pollenkörnern bewiesen werden (vgl. unten).

Ähnliche männliche Zapfen, die wahrscheinlich zu *Ullmannia* gehören, liegen in recht großer Zahl isoliert von verschiedenen Fundorten vor. Um einige Beispiele aus der Literatur zu erwähnen, so gehören hierher die in Abb. 10, Taf. III, bei GEINITZ 1880 und in Abb. 2, Taf. I, bei SOLMS-LAUBACH 1884 dargestellten Objekte. Das gleiche gilt für mehrere der von WEIGELT abgebildeten Zapfen [siehe WEIGELT 1928, Taf. XXX, Abb. 3—10, Taf. XXXV, Abb. 10 a—b (unter dem Namen *Strobilifer frumentarius*)]. Keiner von diesen läßt den Bau, vor allem die Gestalt der Mikrosporophylle und die Zahl der Sporangien je Sporophyll, erkennen. WEIGELT (loc. cit., Taf. XIII, Abb. 3—4) hat aber außerdem einen (als weiblich gedeuteten!) männlichen Koniferenzapfen abgebildet, der allem Anschein nach hierher gehört und deutlich hypopeltate Mikrosporophylle mit stielartigem proximalen Teil aufweist. Diese Sporophylle haben ganz sicher keinen Samen auf der Oberseite, wie WEIGELT (loc. cit., p. 486) meint, sondern Mikrosporangien an der Unterseite getragen. Der letztgenannte Zapfen zeigt — nach den Angaben von WEIGELT selbst — ähnliche Größenverhältnisse wie einige von den auf seiner Taf. XXX dargestellten männlichen Zapfen. Auch in einer späteren Arbeit (WEIGELT 1932, p. 142) spricht er in bezug auf „*Strobilifer frumentarius*“ von weiblichen Zapfen und „Karpellen“, obwohl die Abbildungen (besonders Abb. 3—4, Taf. 4) unzweifelhaft männliche Zapfen mit hypopeltaten Mikrosporangenschuppen oder Mikrosporophyllen veranschaulichen!

Ein von Trebnitz bei Gera in Sachsen stammender männlicher *Ullmannia*-Zapfen ist in Abb. 5, Taf. CLXIX/CLXX, in der vorliegenden Arbeit photographiert. Nach Mazeration im SCHULZE'schen Gemisch zeigten sich die Mikrosporophylle, obwohl schlecht erhalten, mit einer Epidermis vom *Ullmannia*-Typ versehen. Der Zapfen enthielt Haufen von Pollenkörnern. Form und Größe der Mikrosporophylle lassen vermuten, daß es sich hier um *Ullmannia Bronnii* GOEPP. handelt.

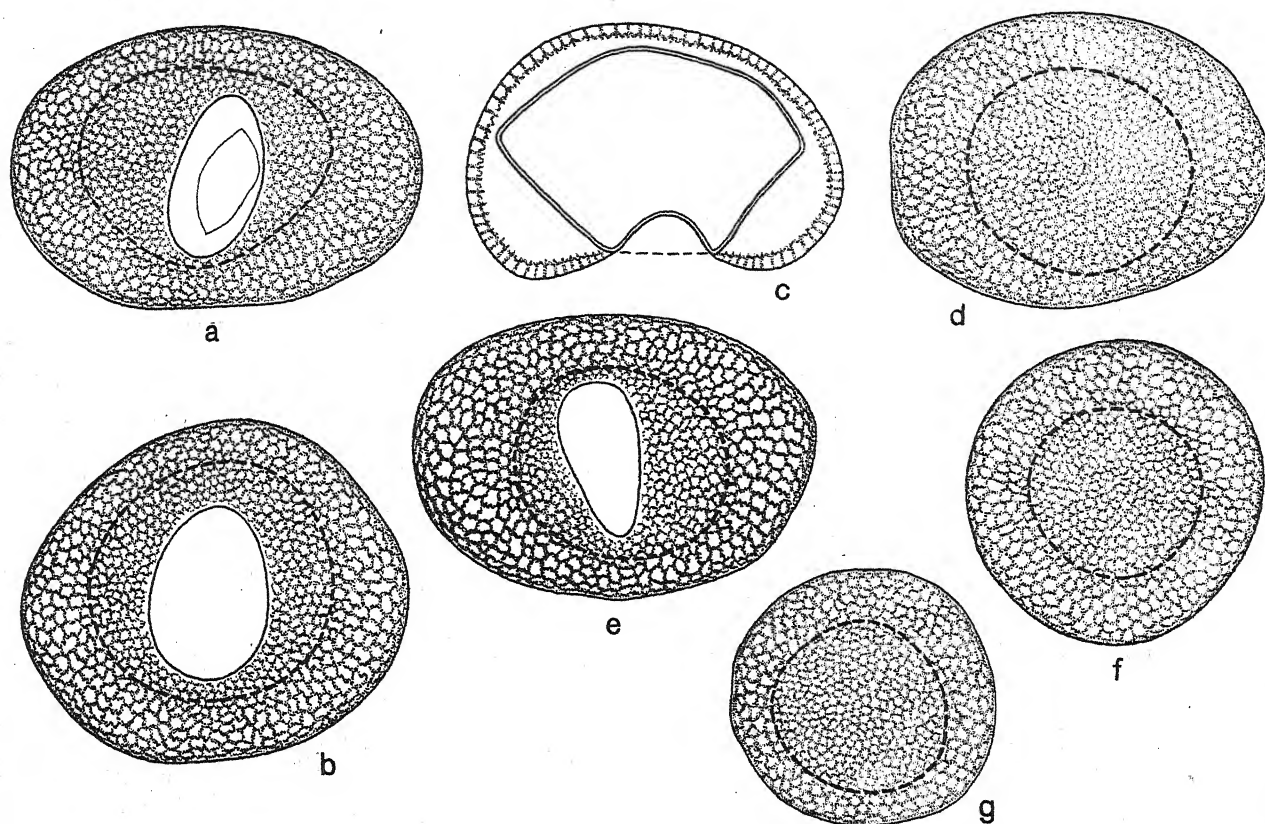
Als Reste von männlichen Ullmannienzapfen dürften auch mehrere von den unter *Strobilites Bronnii* (GOEPP.) SOLMS bekannten sog. Frankenberger Sterngrauen zu deuten sein (SOLMS-LAUBACH 1884, p. 19), von denen einige auf unserer Taf. CLXIX/CLXX (Abb. 13—22) dargestellt sind. Es handelt sich um mehr oder weniger unvollständig erhaltene Querscheiben von solchen Zapfen, die die stielartigen, von der Achse radiär ausstrahlenden, proximalen Teile der Mikrosporophylle zeigen, aber die hypopeltaten distalen Partien meist verloren haben. Abb. 22 auf der genannten Tafel ist jedoch meines Erachtens so zu deuten, daß hier die unterhalb der Insertionsstelle des „Stieles“ vorhandene, abgerundete Partie des distalen „Schildes“ am Rande eines von der Basis aus betrachteten Zapfens hervortritt. Abb. 13—14 sind besonders interessant. Hier liegt ein Mikrosporophyll mit zwei als Hohlräume markierten Mikrosporangien vor (vgl. Textabb. 42 c). Aus den Größenverhältnissen zu urteilen, kann es sich um *Ullmannia frumentaria* handeln.

Hiermit ist also wahrscheinlich gemacht, daß die männlichen Zapfen von *Ullmannia* denjenigen von *Lebachia* und verwandten Formen sehr ähneln und daß sie, gleich wie diese, durch radiär und spiralig gestellte, hypopeltate, hypo- und bisporangiate Mikrosporangenschuppen oder Mikrosporophylle gekennzeichnet sind. Von *Masculostrobos Harrassowitzi* unterscheiden sie sich durch die dickeren und an Zahl weit geringeren

Mikrosporangien. Übrigens besitzen die derzeit bekannten männlichen Koniferenzapfen aus dem Paläozoikum sämtlich hypopeltate und hyposporangiate Mikrosporophylle.

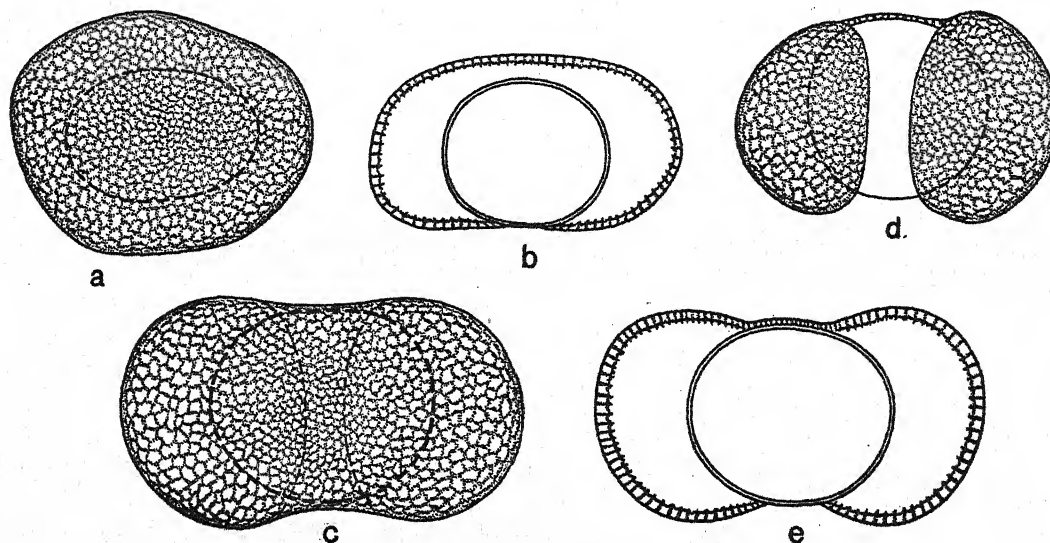
Was die mesozoischen Koniferen betrifft, so haben auch diese, soweit sie untersucht sind, hypopeltate oder mehr oder weniger flächige, hyposporangiate Mikrosporophylle (HIRMER 1937, p. 22). Eine Ausnahme soll die altmesozoische Konifere *Cheirolepis Münsteri* SCHENK bilden (HÖRHAMMER 1933, p. 24, und HIRMER 1937, p. 22). Es wird nämlich angegeben, daß ihre männlichen Zapfen wie bei *Taxus* in der heutigen Flora spiralig gestellte, ringsum-peltate Mikrosporophylle mit 10—12 unter der Schildfläche getragenen Mikrosporangien besitzen. Wenn man diesen bemerkenswerten Fall unter Benutzung der von HÖRHAMMER veröffentlichten Beschreibung und Abbildungen prüft, so fällt auf, daß die Richtigkeit seiner Deutung nicht bewiesen ist. HÖRHAMMER bemerkt selbst, daß die Kontur der Mikrosporophylle in seiner Abb. 27 A, Taf. IV, etwas undeutlich erscheint. Er fügt allerdings hinzu, daß ihre Morphologie an mazerierten Zapfen genau untersucht werden konnte und gibt dann eine Rekonstruktion (Textabb. 9), die ausgeprägt schildförmige und perisporangiate Mikrosporophylle zeigt. Es ist sehr bedauerlich, daß keine Photographie der einzelnen Mikrosporophylle als Unterlage dem Wiederherstellungsbilde beigelegt ist. Meine Zweifel sind noch durch die Angabe HÖRHAMMER's (loc. cit., p. 25), daß die Zapfen „von ganz zarten, breitschuppenförmigen, schraubig angeordneten Blättern umhüllt waren“, verstärkt worden. Daß diese „Knospenhüllblätter“ darstellen sollten, halte ich für unwahrscheinlich. Ich habe versucht, an Hand eines mir vorgelegenen *Cheirolepis*-Zapfens zu einer bestimmten Auffassung bezüglich der Morphologie der Mikrosporophylle zu kommen, mußte jedoch die Frage unentschieden lassen, da ihr Erhaltungszustand nicht gut genug war. Da aber *Cheirolepis* ohne Zweifel zu den *Coniferales* gehört, bei welchen perisporangiate Mikrosporophylle fehlen — sie sind dagegen für die *Taxales* charakteristisch —, so halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß auch hier hypopeltate und hyposporangiate Mikrosporophylle vorliegen.

Es bleiben noch die ältesten bekannten mit den känozoischen Koniferen in bezug auf die Morphologie der männlichen Zapfen zu vergleichen. Durch die ausgeprägte Dorsiventralität ihrer Mikrosporophylle stimmen jene mit den rezenten Koniferen auffallend überein und weichen deutlich von den *Taxales* ab, denen schildförmige, perisporangiate (TROLL 1928, p. 56, und 1932, p. 291) Mikrosporophylle zugeschrieben werden. Die paläozoischen Koniferen haben also, soweit bekannt, durchwegs hypopeltate, hyposporangiate Mikrosporophylle. Während der als *Masculostrobilus Harrassowitzi* bezeichnete Zapfen aus dem oberen Perm durch die relativ große Zahl von schmal-zylindrischen Sporangien je Sporophyll einerseits an die der Cordaiten, andererseits an die der rezenten Araucariaceen erinnert — in der Gestalt der Sporophylle weicht er von den Mikrosporangien beider Gruppen ab —, ähneln die übrigen paläozoischen Formen den heutigen Pinaceen, den meisten Podocarpaceen und zum Teil den Taxodiaceen (im weiteren Sinne), da ihre Mikrosporophylle bisporangiat sind. Wenn man aber die Gesamtmorphologie berücksichtigt, entsprechen die Mikrosporophylle der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen keinem der von PILGER (1926, p. 155) erwähnten heutigen Typen. Vom Typus der Cupressaceen (einschließlich der meisten Taxodiaceen) weichen sie durch die relative Länge ihrer stielartigen proximalen Partie und die Gestalt der Sporangien ab, vom *Araucaria*-Typus durch die weit geringere Zahl der Sporangien je Sporophyll und die etwas abweichende Gestaltung der distalen Sporophyllpartie, vom Typus der Pinaceen (einschließlich mehrerer Podocarpaceen) durch die vom proximalen Sporophyllteil freien Mikrosporangien. Sie besitzen die den *Araucaria*-Typ kennzeichnende weitgehende Freiheit der Mikrosporangien sowie die meist hypopeltate Gestalt des Sporophylls und der Zweizahl der Sporangien beim Pinaceen-Typ. Eine gewisse Ähnlichkeit mit den betreffenden fossilen Sporophyllen bieten die Mikrosporophylle von *Ginkgo biloba* L., bei denen aber der distale Teil weit weniger entwickelt ist.



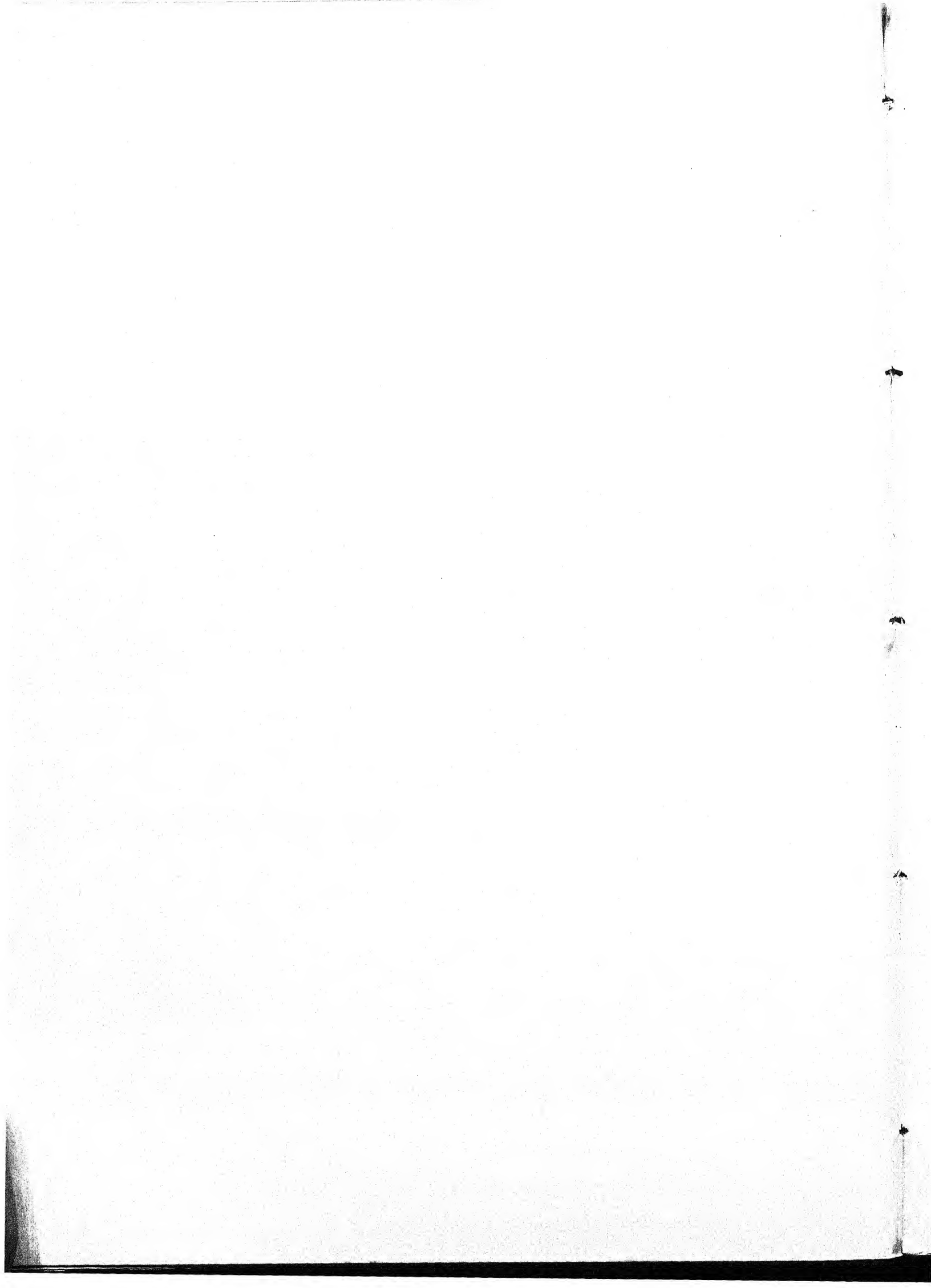
Textabb. 43. Wiederherstellungsbilder der Mikrosporen einiger oberkarbonisch-unterpermischer Koniferen.

- a-b. Mikrosporen von *Lebachia piniformis* in Flächenansicht, den distalen Pol zeigend (vgl. Taf. XXV/XXVI, Abb. 12-13). — 340/1.  
 c. Mikrospore von *Lebachia piniformis* in einem optischen Längsschnitt, der mit der Ebene ihrer Längs- und Polachsen zusammenfällt (vgl. Taf. XXV/XXVI, Abb. 15). — 340/1.  
 d. Mikrospore von *Lebachia hypnoides* in Flächenansicht, den proximalen Pol zeigend (vgl. Taf. CV/CVI, Abb. 20). — 550/1.  
 e. Mikrospore von *Ernestiodendron filiciforme* in Flächenansicht, den distalen Pol zeigend (vgl. Taf. CXXI/CXXII, Abb. 27). — 340/1.  
 f. Mikrospore von *Walchianthus (Lebachia?) crassus* in Flächenansicht, den proximalen Pol zeigend (vgl. Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 5). — 340/1.  
 g. Mikrospore von *Walchianthus (Lebachia?) cylindraceus* in Flächenansicht, den proximalen Pol zeigend (vgl. Taf. CLV/CLVI, Abb. 19). — 340/1.

Textabb. 44. Wiederherstellungsbilder der Mikrosporen von oberpermischen Koniferen, die vermutlich zu *Ullmannia* gehören. — 700/1.

- a. Mikrospore von cf. *Ullmannia frumentaria* (Schloth.) Goep. in Oberflächenansicht, den proximalen Pol zeigend (vgl. Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 11).  
 b. Mikrospore derselben Art in einem optischen Längsschnitt, der mit ihrer Längs- und Polachse zusammenfällt (vgl. Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 12).  
 c. Mikrospore aus einem Zapfen von cf. *Ullmannia Bronnii* Goep. in Oberflächenansicht, den proximalen Pol zeigend (vgl. Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 9).  
 d. Mikrospore aus demselben Zapfen in Seitenansicht, beide Pole zeigend (vgl. Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 7).  
 e. Mikrospore aus demselben Zapfen in einem optischen Längsschnitt, der mit ihrer Längs- und Polachse zusammenfällt (vgl. Taf. CLXIX/CLXX, Abb. 8).





Auf die Phylogenie der männlichen Zapfen der Koniferen gehe ich erst in einem späteren Kapitel ein. Nur so viel sei schon hier hervorgehoben, daß keine Stütze für die Annahme vorhanden ist, daß ihrer Mikrosporophyllgestaltung primär eine ausgeprägt radiäre Schildbildung zugrunde liegt (vgl. DLUHOSCH 1937).

### Morphologie der Mikrosporen.

In einigen Fällen konnten Mikrosporen oder Pollenkörner in männlichen Zapfen von oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen nachgewiesen werden. Es sind dies folgende Arten:

*Lebachia piniiformis*

Taf. XIX/XX, Abb. 22

*Lebachia hypnoides*

Taf. CV/CVI, Abb. 19—21

„ CVII/CVIII, Abb. 1

*Ernestiodendron filiciforme*

Taf. CXXI/CXXII, Abb. 26—27

„ CXXIII/CXXIV, Abb. 4

*Walchianthus cylindraceus*

Taf. CLV/CLVI, Abb. 18—19

*Walchianthus crassus*

Taf. CLVII/CLVIII, Abb. 4—5.

Außerdem sind einige Pollenformen in der speziellen Darstellung unter dem Gattungsnamen *Pityosporites* beschrieben und abgebildet (Taf. CLXIII/CLXIV, Abb. 8—18). Da aber ihre Zugehörigkeit zu den Koniferen ungewiß ist und diese Frage zur Zeit nicht entschieden werden kann, werden sie hier nicht berücksichtigt.

Die Pollenkörner von *Lebachia* und *Ernestiodendron* gehören ein und demselben bemerkenswerten, auch die Cordaiten kennzeichnenden Typ an, den ich in der speziellen Darstellung als *Pollenites cordaitiformis* benannt habe. Er ist vor allem durch das Vorhandensein eines ringförmigen, nur am distalen Pol unterbrochenen Luftsacks, „feinkörniger“, d. h. eine netzförmig verzweigte Stäbchenschicht enthaltende Exine und einer einzigen seichten Keimfurche am distalen Pol charakterisiert. Eine zusammenfassende Beschreibung dieses Pollentyps ist S. 299 gegeben.

Textabb. 43 weist Wiederherstellungsbilder der Mikrosporen bei einigen der ältesten bekannten Koniferen auf. Abb. 41 *a* und *b* stellen zwei solche vom distalen Pol betrachtete und mit einer weiten, ovalen Keimfurche in der Mitte versehene Mikrosporen von *Lebachia piniiformis* dar. In Abb. *c* ist eine Mikrospore derselben Konifere in einem optischen Längsschnitt zu sehen, der mit der Ebene ihrer Längs- und Polachsen zusammenfällt (in bezug auf diese und ähnliche, hier benutzte Ausdrücke in der Beschreibung der Pollenkörner vgl. FLORIN 1936 b). Die durch das Vorhandensein einer Stäbchenschicht gekennzeichnete Exoexine ist nur am distalen Pol unterbrochen, d. h. dort, wo die Keimfurche ausgebildet ist. Man hat im allgemeinen angegeben, daß die Luftsäcke des Pollens, z. B. bei gewissen Pinaceen, durch Spaltung der Sporenwand zwischen Exine und Intine sowie durch nachträgliches Aufblasen des Zwischenraums entstehen (vgl. z. B. GOEBEL 1932, p. 1798, und CHAMBERLAIN 1935, pp. 306—307; siehe auch FLORIN 1936 b). Nach R. POTONIE (1934, p. 8) können in der Exine zwei Schichten unterschieden werden, die Exoexine und die Intexine, von denen jene aus der äußeren Exolamelle und der anhängenden Stäbchenschicht besteht und diese einer mikroskopisch erkennbaren Struktur entbehrt. Nicht die Intine allein, sondern auch die Intexine soll nach ihm die Zentralpartie des Pollenkorns, d. h. die Pollenzelle umgeben. Wenn man Textabb. 43 *c* betrachtet, so wird man geneigt anzunehmen, daß POTONIE's Ansicht richtig ist. Die Begrenzung der Pollenzelle gegen den einzigen zusammenhängenden

Luftsack und in der Keimfurche tritt überall so scharf hervor, daß es sich in Anbetracht des Erhaltungszustandes und der verwendeten Präparationsmethode wohl um ein ziemlich festes, kutinisiertes Häutchen, d. h. eine Schicht der Exine handeln muß. Die Intine ist wahrscheinlich gänzlich zerstört und verloren gegangen. Auf der Keimstelle wurde bei *Lebachia piniformis* die Exoxine allem Anschein nach nicht ausgebildet, sondern die Intexine bildete hier allein die Außenwand. Diese Annahme wird dadurch gestützt, daß die in Flächenansicht als ein gegen die Keimfurche immer feinmaschigeres Netzwerk erscheinende Stäbchenschicht an den Resten der Furchenwand fehlt. Diese ist statt dessen glatt und strukturlos. Aus Textabb. 43 c ist ferner ersichtlich, daß die Mikrospore bei eintretendem Wasserverlust unter Beibehaltung der Ausspannung auf der proximalen Seite in der Distalwand zusammengezogen werden mußte, wobei die Keimfurche einen mehr oder weniger vollständigen Schutz erhielt. Beim Auskeimen dagegen wurde die Furche durch Wasseraufnahme ausgeglichen und die Intexine dann in der ehemaligen Furche aufgerissen (siehe Textabb. 41 a).

Ganz ähnlich denen von *Lebachia piniformis* sehen die Mikrosporen von *L. hypnoides* (Textabb. 43 d), *Ernestiodendron filiciforme* (Textabb. 43 e), *Walchianthus crassus* (Textabb. 43 f) und *W. cylindraceus* (Textabb. 43 g) aus, obwohl Größendifferenzen zwischen den verschiedenen Arten zum Teil vorkommen. So sind z. B. die Mikrosporen von *Lebachia hypnoides* wesentlich kleiner als die der *L. piniformis* (Länge der Längsachse des ganzen Pollenkorns 75—108  $\mu$  bzw. 115—170  $\mu$ ; Länge der Querachse 65—83  $\mu$  bzw. 85—160  $\mu$ ). In keinem Falle ist der innere Bau der Pollenzelle zu ermitteln. Tetradmarke fehlt stets. Über die Art der Teilung der Mikrosporenmutterzelle, ob simultan oder sukzedan, ist nichts bekannt.

Aus der Beschaffenheit ihrer Mikrosporen ist ersichtlich, daß die oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen durch Windbestäubung charakterisiert waren.

Durch die vorliegende Untersuchung sind die Mikrosporen der ältesten Koniferen zum ersten Male sicher bekannt gemacht. Wie ich in einer früheren Arbeit (FLORIN 1936 b, p. 626) bemerkt habe, ist es jedoch möglich, daß einige schon vor etwa 40 Jahren von C. E. BERTRAND (1899, p. 436) aus unterpermischen Kieselknollen von Buxière-les-Mines (Dép. Allier), Frankreich, beschriebene, morphologisch übereinstimmende, aber nur isoliert angetroffene Pollenkörner zum Teil ebenfalls zu *Lebachia*- oder *Ernestiodendron*-Arten gehört haben. Ich hatte damals übersehen, daß diese Pollenkörner schon ein Jahr zuvor durch denselben Autor beschrieben und auch abgebildet waren (C. E. BERTRAND 1898, p. 152, Taf. IX). Bemerkenswert ist, daß Zellwände auf der Innenseite der Intine hier stets fehlten, obwohl das Material echt versteinert (verkieselt) war. Die Buxière-Mikrosporen weichen dadurch von denjenigen der Cordaiten aus den Kieselknollen von Grand-Croix bei Saint-Étienne ab. In inkohltem Zustande würden dagegen beide Formen ein ganz ähnliches Aussehen gezeigt haben, da nur die kutinisierten Häutchen dabei erhalten bleiben können. Isolierte Pollenkörner von Cordaiten und gleichzeitigen Koniferen können überhaupt, wenn inkohlt erhalten, nicht voneinander unterschieden werden. Auch in den Größenverhältnissen sowie in der Struktur der Exoxine stimmen sie nahe miteinander überein (vgl. FLORIN 1936 b, Taf. V—VII).

Während der Luftsack einer Mikrospore von *Cordaites*, *Lebachia*, *Ernestiodendron* und *Walchianthus* ihre proximale Seite überdeckt und nur am distalen Pol fehlt, also dort, wo die seichte Keimfurche sich befindet, so kommt es, nach den von BERTRAND gegebenen Zeichnungen zu urteilen, bei den Buxière-Mikrosporen vor, daß der Luftsack bisweilen auch am proximalen Pol unterbrochen zu sein scheint. Es kann sich in solchen Fällen entweder um mangelhafte Erhaltung der gleichen Form oder auch um Mikrosporen anderer Herkunft handeln, die mit den soeben besprochenen untermischt aufgetreten sind (vgl. Abb. 10, 11, 15—18, Taf. CLXIII/CLXIV, in der vorliegenden Arbeit), wobei im letzteren Falle ein einziger ringförmiger Luftsack oder auch zwei voneinander getrennte Luftsäcke vorhanden sind (*Pityosporites* SEWARD). Mikrosporen vom *Pityosporites*-Typ sind



sogar aus der Gondwana-Formation Indiens, Australiens und Brasiliens bekannt gemacht (siehe VIRKKI 1937, p. 428, Taf. XXXII, und Abb. 20, Taf. CLXV/CLXVI, in der vorliegenden Arbeit). Wie sich die später von VIRKKI (1939, p. 7, Taf. I) in Gondwana-Tilliten von Australien und in den unteren Gondwana-Schichten Indiens nachgewiesenen, mit anscheinend ringförmigem Luftsack versehenen Sporen zu *Pollenites cordaitiformis* aus dem Oberkarbon und Unterperm von Europa und Nordamerika morphologisch verhalten, ist aus der Beschreibung und den Abbildungen nicht sicher zu ersehen.

Mikrosporen mit Luftsäcken kommen auch bei den oberpermischen Koniferen vor (vgl. S. 328). Wie im vorhergehenden erwähnt wurde, halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß der in Abb. 5, Taf. CLXIX/CLXX, dargestellte männliche Koniferenzapfen zu *Ullmannia Bronnii* GOEPP. gehört. Dieser enthält zahlreiche Mikrosporen oder Pollenkörner, von denen einige in Abb. 6—9 auf derselben Tafel dargestellt sind (vgl. auch Textabb. 44 c—e). Obwohl ihr Erhaltungszustand nicht sehr gut ist, glaube ich annehmen zu können, daß hier zwei voneinander getrennte Luftsäcke vorhanden sind (*Pityosporites*<sup>22)</sup>), die am distalen Pol an eine Keimfurche grenzen und auch am proximalen Pol unterbrochen sind. In keinem Falle habe ich auch nur Andeutungen eines Zusammenhanges der Luftsäcke über der proximalen Polkappe der Pollenzelle beobachtet. Im übrigen ist aber große Ähnlichkeit mit den *Lebachia*-Mikrosporen vorhanden, und zwar in der Struktur sowohl der Exoexine als auch der Intexine.

Dieses Ergebnis ist um so bemerkenswerter, als ich später aus dem in Abb. 10, Taf. CLXIX/CLXX, dargestellten, höchstwahrscheinlich zu *Ullmannia frumentaria* (SCHLOTH.) GOEPP. gehörenden männlichen Zapfen Mikrosporen in Haufen isolieren konnte, die morphologisch allem Anschein nach dem Typus von *Pollenites cordaitiformis* entsprechen (Abb. 11—12, Taf. CLXIX/CLXX; Textabb. 44 a—b). Es hat also den Anschein, als ob innerhalb der Gattung *Ullmannia* eine Reduktion in der Ausbildung des ursprünglich einfachen Luftsackes und dessen Aufteilung in zwei stattgefunden hat. Außerdem ist zu bemerken, daß die oberpermischen Mikrosporen durchgehends kleiner als die der ältesten Koniferen sind.

Isolierte Mikrosporen, die denen des hier als cf. *Ullmannia Bronnii* bezeichneten Koniferenzapfens mehr oder weniger genau entsprechen, sind von LÜCK (1913, p. 29; vgl. WEIGELT 1928, p. 534, und REISSINGER 1939, p. 14) aus dem mitteldeutschen Zechstein nachgewiesen worden. Sie dürften Koniferen angehört haben. WEIGELT scheint zu glauben, daß es sich um Podocarpaceen-Pollen handelt, eine Annahme, zu der kein Grund vorliegt.

Aus dem älteren Mesozoikum kennen wir Koniferen-Mikrosporen sowohl mit Luftsäcken als auch ohne solche. Dagegen fehlen von der Trias an gänzlich Mikrosporen von dem unter den Koniferen des Paläozoikums dominierenden Typ, *Pollenites cordaitiformis*, mit seinem einzigen, auch die proximale Polkappe überdeckenden und nur an der distalen Keimfurche unterbrochenen Luftsack. Als Beispiel triassischer Mikrosporen von Koniferen nenne ich diejenigen, die von WILLS (1910, p. 289, Taf. XXI, Abb. 6—7) in männlichen, mit Vorbehalt zu *Voltzia heterophylla* BRONGN. gezogenen Zapfen aus dem unteren Keuper von Worcestershire, England, nachgewiesen wurden und dem *Pityosporites*-Typ entsprechen dürften. Dieser Typ kommt dann auch häufig in jüngeren, kretazeischen und tertiären Ablagerungen vor. Demgegenüber besitzt *Cheirolepis Mün-*

<sup>22)</sup> Die künstliche Gattung *Alisporites* DAUGHERTY (DAUGHERTY 1941, p. 98) wurde kürzlich für geflügelte fossile Mikrosporen aufgestellt, „that apparently are not related to the *Abietineae* or *Podocarpaceae*“. *Pityosporites* SEWARD sollte nach diesem Autor ausschließlich für solche Formen verwendet werden, die sicher mit den Abietineen verwandt sind. Meines Erachtens ist der Vorschlag DAUGHERTY's nicht hinreichend begründet.

Der von ZALESSKY (1939, p. 326) für koniferenartige Pollen mit zwei Luftsäcken vorgeschlagene Gattungsname *Pemphigaletes* ist mit *Pityosporites* synonym und also überflüssig.

*steri* SCHIMP. aus dem Rhät-Lias von Franken nach HÖRHAMMER (1933, p. 25, Taf. IV, Abb. 27 *Aaa—Aab*) kleine, tetraëdrische, vielfach noch im Tetradenverband angetroffene Mikrosporen mit granulierter Exine, aber ohne Flugblasen. Im eozänen Ölschiefer der nordamerikanischen Green River-Formation fand WODEHOUSE (1933, p. 484) zahlreiche Koniferen-Mikrosporen, die zum Teil mit Luftsäcken versehen waren, zum Teil solche entbehrten, und als zu Pinaceen- und Taxodiaceen-Gattungen gehörig identifiziert werden konnten. Etwa dasselbe Bild ergeben auch andere alttertiäre und jüngere Tertiärablagerungen auf der Nord-Hemisphäre.

Während die Koniferen-Mikrosporen des Paläozoikums durchwegs eine deutlich differenzierte, obwohl seichte Keimfurche am distalen Pol aufweisen, ist diese Eigenschaft im Laufe der geologischen Zeit weniger fixiert worden. Innerhalb der rezenten Koniferen einschließlich der *Taxales* ist eine große Mannigfaltigkeit im äußeren Bau der Mikrosporen vorhanden. Bei mehreren Gattungen (z. B. *Taxus*, *Larix*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Cupressus* und *Juniperus*) ist für den Keimungsvorgang sogar keine besondere Stelle mehr vorgesehen, obwohl die Mikrospore beim Auskeimen auch hier keineswegs ganz unregelmäßig aufplatzt (R. POTONIE 1934, p. 12). POHL (1929, p. 65) spricht in diesem Zusammenhang von „trocken unregelmäßig geschrumpftem Pollen ohne präformierte Austrittsstellen“ und hält diesen Typ innerhalb der Koniferen für reduziert im Vergleich mit dem ursprünglicheren, „trocken einfurchigen“ (= monocolpaten nach WODEHOUSE 1935) Pollen. Die ältesten Koniferen-Mikrosporen müssen als verhältnismäßig hoch entwickelt bezeichnet werden, da ihre Exine kräftig ist, eine komplizierte Struktur aufweist und überdies eine von einem oder zwei Luftsäcken geschützte Keimfurche zur Ausbildung gekommen ist. Diesen gegenüber weisen die Mikrosporen der heutigen Pinaceen mehr oder weniger fortgeschrittene Reduktionserscheinungen auf. Am wenigsten reduziert sind solche Formen, welche noch wohlausgebildete Flugblasen und eine distale Keimfurche besitzen. Unter ihnen findet man sogar in Ausnahmefällen Mikrosporen mit einem einzigen ringförmigen Luftsack, der aber niemals so stark wie bei *Pollenites cordaitiformis* entwickelt ist, sondern stets eine proximale Polkappe frei läßt. Ein Beispiel hierfür ist nach WODEHOUSE (1935, pp. 265—266, Taf. III, Abb. 2 und 8) *Abies nobilis* LINDL.; ein anderes stellt *Pinus silvestris* L. dar (FLORIN 1936 b, pp. 638—639, Textabb. 4 c—e). Wenn solche Mikrosporen von irgend einem der beiden Pole aus betrachtet wird, ergibt sich eine große Ähnlichkeit mit dem Cordaiten- und ältesten Koniferenpollen.

Nach WODEHOUSE (loc. cit., p. 277) ist ein ähnlicher Fall auch bei *Podocarpus macrophyllus* (THUNB.) DON beobachtet worden. Sonst finden sich Mikrosporen mit zwei Luftsäcken auch bei zahlreichen rezenten Podocarpaceen. Andere haben aber solche mit 3—6 kleineren Flugblasen, während diejenigen der Gattung *Saxegothaea* Flugblasen völlig entbehren. Nach WODEHOUSE (loc. cit., p. 274) unterscheiden sich die mit zwei Flugblasen versehenen Mikrosporen der Podocarpaceen von den mit Luftsäcken versehenen unter den Pinaceen durch „their smaller size, their sharply delineated germinal furrow, the flaccid nature and extreme variability of the bladders among the different species“.

Von Interesse ist außerdem noch die Tatsache, daß die Mikrosporen der rezenten Araucariaceen weit schärfer von denen der ältesten Koniferen abweichen als besonders die mit Luftsäcken versehenen unter den Pinaceen. Nach WODEHOUSE (loc. cit., p. 246) haben die Mikrosporen der Araucariaceen keine wirkliche Keimfurche und weichen außerdem in der Struktur der Exine von allen anderen Koniferen ab.

Zum Schluß sei hervorgehoben, daß die Untersuchung der ältesten Vertreter der nord-hemisphärischen Koniferen die relative Ursprünglichkeit der mit einer distalen Keimfurche und einer bzw. zwei größeren Luftsäcken versehenen Pollentypen gezeigt hat. Hinsichtlich der phylogenetischen Wertigkeit des Pollentyps der heutzutage südhemisphärischen Araucariaceen lassen die erzielten Ergebnisse weniger bestimmte Folgerungen zu.

## Anatomie der Reproduktionsorgane.

### Die weiblichen Zapfen.

Da kein echt versteinertes Material vorliegt, ist naturgemäß unsere Kenntnis von der Anatomie und Histologie der weiblichen Zapfen der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen und deren verschiedener Organe äußerst mangelhaft. Sie beschränkt sich in der Tat hauptsächlich auf die Epidermisstruktur der Tragblätter (Deckschuppen, Brakteen), der sterilen Schuppen der Samenschuppenkomplexe und des Integumentes der Samenanlagen. Daneben kann nur etwas über die Struktur der Makrosporenmembran mitgeteilt werden. Ich wiederhole hier nicht, was schon auf S. 433 in der vorliegenden Arbeit über den inneren Bau der Samenanlagen angeführt worden ist.

Außerdem ist zu bemerken, daß diese zwanghaft einseitige anatomische Untersuchung der weiblichen Zapfen sich nur auf drei *Lebachia*-Arten bezieht, da es im übrigen auch noch an geeignetem inkohlten Material fehlt.

Die unverholzten gegabelten Tragblätter der weiblichen Zapfen von *Lebachia piniformis* haben auf der Oberseite zwei papillöse Spaltöffnungsstreifen, die von je einer breiten, diffusen Basis mit weit voneinander entfernten und in kürzeren, unregelmäßigen Reihen liegenden, längsgestellten Spaltöffnungsapparaten (Abb. 23, Taf. XIX/XX) aus apikalwärts verschmälert und mehr geschlossen werden (Abb. 18 und 22, Taf. XXI/XXII). In jeden Gabelzipfel läuft ein Spaltöffnungsstreifen (Abb. 7, Taf. XV/XVI, und Abb. 19, Taf. XVII/XVIII). Oberhalb der basalen Region sind die Spaltöffnungsapparate mäßig dicht und ziemlich unregelmäßig angeordnet, obwohl im allgemeinen längsgerichtet. Im übrigen zeigt die Epidermis der Oberseite zahlreiche Haarbasisen (Abb. 22, Taf. XVII/XVIII), die basalwärts in den marginalen Längszonen häufiger werden, und ferner dichtstehende, obwohl einzeln je Zelle angeordnete, kurze und abgerundete Kutikularpapillen (Abb. 10, Taf. XV/XVI; Abb. 24, Taf. XVII/XVIII). Abortierte Spaltöffnungsapparate kommen wie bei den Laubblättern bisweilen in der medianen Längszone vor (Abb. 18 und 22, Taf. XXI/XXII). Das Aussehen der haplocheilen Spaltöffnungsapparate in Oberflächenansicht geht aus Abb. 8, Taf. XV/XVI, und Abb. 24—25, Taf. XIX/XX, hervor; sie stimmen im Bau mit denen der Laubblätter überein.

Die Epidermis der Unterseite hat in der mittleren und apikalen Region keine Spaltöffnungsapparate und wenig Kutikularpapillen, aber zahlreiche Haarbasisen aufzuweisen (Abb. 26, Taf. XV/XVI). In der basalen Region findet man jedoch einige den oberseitigen Spaltöffnungsstreifen entsprechende, kurze, weit voneinander entfernte und unregelmäßig verlaufende Reihen von Spaltöffnungsapparaten (Abb. 21, Taf. XVII/XVIII), welche Reihen in zwei Gruppen, je einer auf jeder Seite der Medianlinie, auftreten. Die Tragblätter sind also wie die Laubblätter amphistomatisch. Die unterseitigen Spaltöffnungsapparate stimmen im Bau mit den oberseitigen gut überein, sind aber unregelmäßiger orientiert. Haarbasisen treten auch in der basalen Zone reichlich auf (Abb. 23, Taf. XVII/XVIII).

Der Rand der Tragblätter ist in der basalen Region mit meist 0,1—0,5 mm langen, haarähnlich ausgezogenen Zähnen besetzt (Abb. 25, Taf. XV/XVI).

Mit der morphologischen Erscheinung, daß die Laubblätter allmählich in die Tragblätter am Grunde des weiblichen Zapfens übergehen, hängt zusammen, daß Laubblätter und Tragblätter in der Epidermisstruktur fast völlig miteinander übereinstimmen.

So weit sie bekannt sind, verhalten sich die Tragblätter der weiblichen Zapfen von *Lebachia garnettensis* (Abb. 25—26, Taf. LI/LII) und *L. hypnoides* (Abb. 11—14, Taf. CIX/CX) in der Epidermisstruktur ähnlich



denen von *L. piniformis*. Die spezifischen Unterschiede sind gering und gehen mit den entsprechenden Differenzen in der Epidermisstruktur der Laubblätter parallel.

So weit bisher festgestellt ist, haben die sterilen Schuppen der Samenschuppenkomplexe bei *Lebachia* (*L. piniformis*) ihre Spaltöffnungsapparate im Gegensatz zu den Laubblättern und der Tragblätter nicht in Streifen oder Gruppen angeordnet, sondern beiderseits in kürzeren, mehr oder weniger unregelmäßig verlaufenden Längsreihen oder noch unregelmäßiger verstreut (Abb. 27, Taf. XV/XVI, und Abb. 1—3, Taf. XXI/XXII). Dies gilt für die ganze Schuppe, und es handelt sich also nicht um Streifen, die basalwärts in einzelnen Reihen aufgelöst sind. Die Spaltöffnungsapparate sind meist längs- oder schief-, seltener quergestellt. Die Schuppenepidermis zeigt ferner auf beiden Seiten kurze, stumpfe oder abgerundete, einzeln je Zelle stehende Kutikularpapillen und Basen von einzelligen, kurzen Haaren (Abb. 26—27, Taf. XIX/XX), welche ähnlich wie die Haarbassen bzw. Haarkörper der Tragblätter und Laubblätter gebaut sind. Die Spaltöffnungsapparate (Abb. 30, Taf. XV/XVI, und Abb. 4—6, Taf. XXI/XXII) stimmen im Bau gleichfalls mit denen der Tragblätter und Laubblätter überein. Sie sind haplocheil, meist monozyklisch und mit einer mäßigen Anzahl perigener, papillöser Nebenzellen versehen. Die Merkmale der Antiklinalwände und die Größenverhältnisse der Epidermiszellen, Spaltöffnungsapparate, Haarbassen und Kutikularpapillen sind ganz dieselben bei den sterilen Schuppen der Samenschuppenkomplexe wie bei den Tragblättern und den Laubblättern.

Die Außenepidermis des Integumentes der Samenanlagen trägt meist längsgestellte Spaltöffnungsapparate, die ganz übereinstimmend mit denen der sterilen Schuppen angeordnet sind (Abb. 12, Taf. XV/XVI, und Abb. 7—9, Taf. XXI/XXII), d. h. rings herum in kurzen Reihen oder noch unregelmäßiger. Im Bau stimmen sie mit denen der sterilen Schuppen, der Tragblätter und der Laubblätter überein (Abb. 13, Taf. XV/XVI, und Abb. 11—12, Taf. XXI/XXII). Es handelt sich also auch hier um haplocheile, vorwiegend monozyklische Apparate mit einer mäßigen Anzahl perigener Nebenzellen. Außerdem kommen kurze, runde Kutikularpapillen und Haarbassen von gewöhnlichem Aussehen an der Außenfläche des Integumentes vor (Abb. 14, Taf. XV/XVI, und Abb. 10, Taf. XXI/XXII).

Ein Überblick über die soeben zusammengefaßten Ergebnisse der Untersuchung über die Epidermisstruktur der verschiedenen, zum weiblichen *Lebachia*-Zapfen gehörenden Organe lehrt, daß diese Struktur weitgehend fixiert ist und überall dieselben Elemente wie bei den Laubblättern aufweist. Konstant ist also auch der Bau der Spaltöffnungsapparate. Ich habe früher nachgewiesen, daß bei den rezenten Koniferen Entwicklungsmodus und fertiger Bau dieser Apparate in ihren Hauptzügen von Form, Größe, Lage und Richtung der sie tragenden Organe unabhängig sind, und daß sie daher die am meisten charakteristischen Züge der Epidermis darstellen. Die Spaltöffnungsapparate der paläozoischen Gattung *Lebachia* verhalten sich ebenso. Weitere Belege für die Ansicht, daß dieses Ergebnis für die Gymnospermen allgemeingültig ist, lieferten meine Untersuchungen über die Spaltöffnungsapparate der rezenten *Welwitschia mirabilis* Hook. f. (FLORIN 1934, p. 264) und der mesozoischen *Williamsonia*-, *Williamsoniella*- und *Wielandiella*-Blüten (*Bennettitales*) (FLORIN 1933 c, p. 1).

Weniger konstant als der Bau der Spaltöffnungsapparate ist ihre Verteilung, die bei den Koniferen im allgemeinen innerhalb gewisser Grenzen variieren kann, und zwar vorzugsweise im Zusammenhang mit Veränderungen der Form, Größe, Lage und Richtung der sie tragenden Organe (FLORIN 1931). Bei *Lebachia* ist in dieser Beziehung der Gegensatz zwischen Laubblättern und Tragblättern in den weiblichen Zapfen einerseits und den sterilen und fertilen Schuppen der Samenschuppenkomplexe andererseits von großem Interesse. Während jene sich sowohl in der Gestalt als auch in der Verteilung der Spaltöffnungsapparate wie echte Laubblätter verhalten, zeigen die Elemente der Samenschuppenkomplexe in diesen Merkmalen und vermut-

lich auch im Bau der Leitbündel (vgl. die Cordaiten) Andeutungen an Achsennatur. Die reihenweise Anordnung der Spaltöffnungsapparate ist bei den ältesten Koniferen außerdem von den dicken und wenig abgeflachten Laubblättern von *Ernestiodendron* beibehalten worden. Über die Epidermisstruktur der sterilen und fertilen Schuppen in den Samenschuppenkomplexen dieser Gattung sind wir zwar nicht näher unterrichtet. Aus dem Verhalten bei *Lebachia* zu urteilen und mit Rücksicht auf ihre Gestaltung dürfte aber die Vermutung berechtigt sein, daß die Spaltöffnungsapparate auch bei ihnen in Einzelreihen angeordnet waren.

Da *Lebachia* nicht nur die bisher einzige unter den ältesten fossilen Koniferengattungen ist, die hinsichtlich der Epidermisstruktur der verschiedenen, zum weiblichen Zapfen gehörenden Organe untersucht werden konnte, sondern entsprechende Angaben auch für die mesozoischen Gattungen fehlen, sind irgendwelche Vergleiche vorläufig ausgeschlossen. Auch was die rezenten Koniferen betrifft, stehen diesbezügliche Untersuchungen noch aus. SCHNARF (1937, p. 12) hat aber die Epidermis der Sarkotesta bei einigen rezenten Koniferensamen untersucht und dabei u. a. gefunden, daß die an der Samenoberfläche auftretenden Spaltöffnungsapparate mit denen der vegetativen Organe im Bau übereinstimmen. SCHNARF vermutet, daß eine auf großes Material sich ausdehnende gründliche Untersuchung der Epidermismerkmale bei dem Integument bzw. der Sarkotesta der Gymnospermensamen in verschiedener Hinsicht bemerkenswerte Ergebnisse liefern würde.

Was endlich die Makrosporenmembran bei den Samenanlagen von *Lebachia* betrifft, so habe ich für *L. piniformis* feststellen können, daß das Exospor mäßig dick ist und eine ähnlich körnige Struktur aufweist wie bei gewissen rezenten Gymnospermensamen (Abb. 19, Taf. XXI/XXII). Diese wird bekanntlich von radial gestellten Fasern hervorgerufen. Wie SCHNARF (1937, p. 19) bemerkt, ist die Makrosporenmembran in mazeriertem inkohltem Material leicht von den Kutikularhäuten zu unterscheiden, da jener ein Zellennetz stets fehlt und durch ihr körniges Aussehen auffällt. Der genannte Autor (1933, p. 67) wendet sich gegen die Ansicht, daß Dicke und Bau der Makrosporenmembran als Hinweis auf das phylogenetische Alter der Gymnospermengruppen verwendet werden könnte. Es fehlt uns an Material, um diese Frage von paläobotanischer Seite aus zu beleuchten.

### Die männlichen Zapfen.

Auch von den männlichen Zapfen der oberkarbonisch-unterpermischen Koniferen fehlt es an Material, dessen Erhaltungszustand den anatomischen und histologischen Bau klären könnte. Zwar stehen in einigen Fällen inkohlte Reste zur Verfügung, die die äußere Morphologie der Mikrosporen erkennen lassen. Von den Mikrosporangien konnten aber keine brauchbaren Präparate hergestellt werden. Nur die Epidermisstruktur der Mikrosporangenschuppen oder Mikrosporophylle in ihrem distalen, hypopeltaten Teil ist bei ein paar *Lebachia*-Arten und gewissen, wahrscheinlich mit ihnen verwandten Formen einem eingehenderen Studium zugänglich.

Die untersuchten Mikrosporophylle sind entweder epistomatisch (?) oder amphistomatisch [*Walchianthus* (*Lebachia*?) *papillosus*]. Auf der Oberseite sind zwei papillöse, apikalwärts verschmälerte Spaltöffnungsstreifen und drei stomatafreie Längszonen vorhanden (Abb. 9, Taf. XXV/XXVI; Abb. 14, Taf. CV/CVI; Abb. 15, Taf. CLV/CLVI; Abb. 2, 8—9, Taf. CLVII/CLVIII), von welchen die mediane bisweilen einzelne abortierte Spaltöffnungsapparate aufweist (Abb. 9 und 13, Taf. CLVII/CLVIII). Außerdem zeigt die Mikrosporophylloberseite Haarbasen und Kutikularpapillen von dem bei *Lebachia* gewöhnlichen Aussehen (Abb. 15, Taf. CV/CVI; Abb. 12, Taf. CLVII/CLVIII). Die Unterseite der Mikrosporophylle zeigt in ihrem distalen Teil entweder keine (?) oder auch wenige Spaltöffnungsapparate in zwei schmalen Gruppen (Abb. 10, Taf. CLVII/CLVIII), ferner reichlich und einzeln je Zelle auftretende Haarbasen (Abb. 10, Taf. XXV/XXVI; Abb. 16,

Taf. CV/CVI; Abb. 16, Taf. CLV/CLVI; Abb. 10, Taf. CLVII/CLVIII). Die Ränder des distalen Teils der Mikrosporophylle tragen feine Zähne, welche in der basalen Region zu Haaren verlängert sind (Abb. 13, Taf. CV/CVI; Abb. 14, 17 und 18, Taf. CLV/CLVI; Abb. 3 und 11, Taf. CLVII/CLVIII). Die Spaltöffnungsapparate endlich sind haplocheil, monozyklisch oder unvollständig amphizyklisch und mit einer mäßigen Anzahl perigener, papillöser Nebenzellen versehen (Abb. 17—18, Taf. CV/CVI; Abb. 14, Taf. CLVII/CLVIII).

Abgesehen vom stielartigen, proximalen Teil, der hinsichtlich der Epidermisstruktur noch unbekannt ist, zeigen die Mikrosporophylle der untersuchten Formen in der Struktur der Epidermis große Ähnlichkeit mit den entsprechend gestellten Laubblättern an den Seitenzweigen letzter Ordnung und den Tragblättern in den weiblichen Zapfen von *Lebachia*, eine Tatsache, die die Homologie dieser Organe bestätigt.

Da die Epidermisstruktur der Mikrosporophylle nicht nur bei den übrigen paläozoischen, sondern überhaupt bei den fossilen Koniferen unbekannt oder nur wenig untersucht ist, kommen Vergleiche mit ihnen nicht in Betracht. Es ist aber anzunehmen, daß sowohl diese als auch die rezenten Koniferen sich in der Regel prinzipiell wie *Lebachia* verhalten, obwohl besonders in der Ausbildung von Spaltöffnungsapparaten bei vielen jüngeren Formen Reduktion eingetreten sein dürfte (vgl. THIBOUT 1896).

---



## Tafel-Erklärungen zu den Tafeln CLXVII—CLXXII.

Die photographischen Abbildungen sind vom Verfasser hergestellt. Für Mikroaufnahmen wurde die Horizontal-Vertikal-Kamera (18 × 24 cm) von CARL ZEISS in Jena mit einer von derselben Firma gelieferten optischen Ausrüstung benutzt. Die Makrophotos wurden gleichfalls mit Zeiss-Objektiven hergestellt. Auf den Tafeln sind (zu Vergleichszwecken) nur die kleineren Vergrößerungen angegeben.

### Tafel CLXVII/CLXVIII.

#### Abb. 1—3: *Lebachia hypnoides* (BRONGN.) FLORIN.

- Abb. 1: Der in Abb 17, Taf. XCIX/C, dargestellte weibliche Zapfen, vergrößert. — 4,5/1.  
 Abb. 2—3: Deutsches Reich: Sudetengau, Ottendorf bei Braunau. Oberrotliegendes. (Inst. f. Paläobot. Preuß. Geol. Landesanst. Berlin.)  
 Abb. 2: Partie eines weiblichen Zapfens. — 1/1.  
 Abb. 3: Teil desselben vergrößert, um die Samenschuppenkomplexe von der der Abstammungsachse abgekehrten Seite aus zu zeigen. — 5/1.

#### Abb. 4: *Walchiostrobus* (*Lebachia*?) *Gothanii* FLORIN.

- Abb. 4: Partie des in Abb. 6, Taf. CLIII/CLIV, dargestellten weiblichen Zapfens, vergrößert. — 2,7/1.

#### Abb. 5: *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* FLORIN.

- Abb. 5: Samenanlage aus dem in Abb. 3, Taf. CXLV/CXLVI, dargestellten Zapfen (oben links). — 6/1.

#### Abb. 6—11: *Cordaianthus Saportanus* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. [Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmuseum Stockholm n. S. 3404 (Abb. 7—9) und S. 3446 (Abb. 6, 8, 10—11).]

- Abb. 6—9: Mikrosporangenschuppenkomplex (männliche Blüte) im Längsschnitt. — 24/1 (Abb. 6—7), 20/1 (Abb. 8) bzw. 15/1 (Abb. 9).  
 Abb. 10: Mikrosporangenschuppenkomplex (männliche Blüte) im Querschnitt. — 24/1.  
 Abb. 11: Distaler Teil einer Mikrosporangenschuppe in Marginalansicht, zwei terminale aufrechte Mikrosporangien mit ihren Leitbündeln zeigend. — 60/1.

#### Abb. 12—13: *Cordaianthus Penjoni* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm n. S. 3404.)

- Abb. 12: Mikrosporangenschuppenkomplex (männliche Blüte) im tangentialen Längsschnitt. — 15/1.  
 Abb. 13: Distalpartien von Mikrosporangenschuppen mit terminalen, aufrechten Mikrosporangienbüscheln. — 30/1.

## Tafel CLXIX/CLXX.

Abb. 1—2: *Cordaianthus Penjoni* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm n. S. 3404.)

- Abb. 1: Der in Abb. 12—13, Taf. CLXVII/CLXVIII, photographierte Mikrosporangenschuppenkomplex im exzentrischen, etwa halbwegs zwischen der Außenfläche und der Achse geführten Längsschnitt, die spirale Anordnung der sterilen und fertilen Schuppen zeigend. — 15/1.
- Abb. 2: Derselbe Mikrosporangenschuppenkomplex im medianen Längsschnitt, um die Verteilung der Mikrosporangenschuppen zu veranschaulichen. — 15/1.

Abb. 3—4: *Cordaianthus Saportanus* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm n. S. 3446 bzw. S. 3472.)

- Abb. 3: Der in Abb. 10, Taf. CLXVII/CLXVIII, dargestellte Mikrosporangenschuppenkomplex in einem Querschnitt, der tiefer als dort geführt ist. — 24/1.
- Abb. 4: Mikrosporangenschuppenkomplex (männliche Blüte) im Querschnitt, mit Mikrosporangien, die zum Teil reife Pollenkörner enthalten (vgl. auch FLORIN 1936b, Taf. V, Abb. 1). — 24/1.

Abb. 5—9: cf. *Ullmannia Bronnii* GOEPP.Deutsches Reich: Sachsen, Trebnitz bei Gera. Unterer Zechstein.  
(Geol.-Paläont. Abteil. Nationalmus. Prag.)

- Abb. 5: Isolierter männlicher Zapfen. — 1/1.
- Abb. 6—9: Pollenkörner aus diesem Zapfen in verschiedenen Ansichten. — 1000/1.

Abb. 10—12: *Ullmannia frumentaria* (SCHLOTH.) GOEPP.Deutsches Reich: Sachsen, Trebnitz bei Gera. Unterer Zechstein.  
(Staatl. Mus. f. Miner. u. Geol. Dresden n. 30/9.)

- Abb. 10: Beblätterter Seitenzweig mit wahrscheinlich dazu gehörendem männlichen Zapfen (Orig. zu H. B. GEINITZ 1880, Taf. III, Abb. 3). — 1/1.
- Abb. 11—12: Pollenkörner aus diesem Zapfen in Flächen- bzw. Marginalansicht. — 1000/1.

Abb. 13—22: Querscheiben von männlichen Koniferenzapfen, allem Anschein nach zur Gattung

*Ullmannia* GOEPP. gehörig [= *Strobilites Bronni* (GOEPP.) SOLMS *partim*].

Deutsches Reich: Hessen, Frankenberg. Zechstein (Geol.-Paläont. Inst. Univ. Marburg a. d. Lahn.)

- Abb. 13—14: Mikrosporangenschuppe (Mikrosporophyll) von oben gesehen, mit zwei Sporangien als Abdrücke erhalten. — 1/1 bzw. 3,2/1.
- Abb. 15—16: Männlicher Zapfen quer abgebrochen, mit zahlreichen, von der zentralen Achse ausstrahlenden, stielartigen Mikrosporophyllbasen; die hypopeltaten Distalpartien der Mikrosporophylle sind nicht erhalten. — 1/1 bzw. 3,2/1.
- Abb. 17—18: Desgleichen. — 1/1 bzw. 3,2/1.
- Abb. 19—20: Desgleichen. — 1/1 bzw. 3,2/1.

Abb. 21—22: Männlicher Zapfen quer abgebrochen, die Mikrosporangenschuppen (Mikrosporophylle) von unten zeigend. Die Vorsprünge am Rande dürften von demjenigen Teil der Distalpartien der Schuppen hervorgerufen worden sein, die sich unterhalb der Ansatzstelle des „Stieles“ befanden. — 1/1 bzw. 3,2/1.

Abb. 23—24: *Walchianthus* spec.

Deutsches Reich: Thüringer Wald, Gottlob bei Friedrichroda. Unterrotliegendes: Goldlauterer Schichten.  
(Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm.)

Abb. 23: Querscheibe eines männlichen Zapfens, mit der zentralen Achse und von ihr ausstrahlenden Mikrosporangenschuppen (Mikrosporophyllen). — 5/1.

Abb. 24: Die Zapfenachse mit einer von den Mikrosporangenschuppen. — 12/1.

#### Tafel CLXXI/CLXXII.

Abb. 1—11: *Cordaianthus Penjoni* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm.)

Abb. 1—4: Mikrosporangenschuppenkomplex (männliche Blüte) im Querschliff (n. S. 3422).

Abb. 1: Übersichtsbild. — 24/1.

Abb. 2: Zentralpartie davon vergrößert, mit Mikrosporangenschuppen und Sporangienbüscheln. — 100/1.

Abb. 3—4: Mikrosporangenschuppen, in ihrem distalen Teil quergeschnitten. — 100/1.

Abb. 5: Mikrosporangenschuppe im Längsschliff, Leitbündelgabelungen unterhalb der Sporangienbasen zeigend (n. S. 3456). — 35/1.

Abb. 6: Mikrosporangium, das abnormerweise in einen sterilen, schuppenartigen Zipfel ausläuft (n. S. 3446 G 1). — 35/1.

Abb. 7—9: In verschiedenen Niveaus quergeschnittene Mikrosporangienbüschel, von denen die in Abb. 7 und 8 dargestellten zu ein und derselben männlichen Blüte gehören (n. S. 5104 bzw. S. 3416). — 100/1.

Abb. 10: Distaler Teil einer Mikrosporangenschuppe (n. S. 3404 A 4) — 25/1.

Abb. 11: Partie eines Mikrosporangenschuppenkomplexes im Querschliff; in der Mitte eine schief geschnittene Mikrosporangenschuppe mit dem einen von den beiden sterilen distalen Zipfeln links und dem schlecht erhaltenen Sporangienbüschel rechts (n. S. 3422). — 75/1.

Abb. 12—20: *Cordaianthus Saportanus* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm.)

Abb. 12: Mikrosporangenschuppenkomplex (männliche Blüte) im tangentialen Längsschliff (n. S. 3422). — 30/1.

Abb. 13: Mikrosporangenschuppe in ihrem distalen Teil, aus dem in voriger Abbildung dargestellten Komplex. — 60/1.

Abb. 14: Partie aus einem Mikrosporangenschuppenkomplex im Querschliff, mit in verschiedenen Niveaus quergeschnittenen Sporangienbüscheln (n. S. 3422). — 100/1.

Abb. 15: Querschliff durch den basalen Teil eines Mikrosporangienbüschels (n. S. 5104). — 100/1.

Abb. 16: Distaler Teil einer Mikrosporangenschuppe im Längsschliff (n. S. 3458). — 75/1.

Abb. 17—18: Mikrosporangienbüschel im Querschliff [n. S. 3446 (vgl. Abb. 10, Taf. CLXVII/CLXVIII) bzw. S. 3472 (vgl. FLORIN 1936 b, Taf. V, Abb. 1)]. — 100/1.

Palaeontographica. Bd. LXXXV. Abt. B. Tafelerklärungen.

(9)

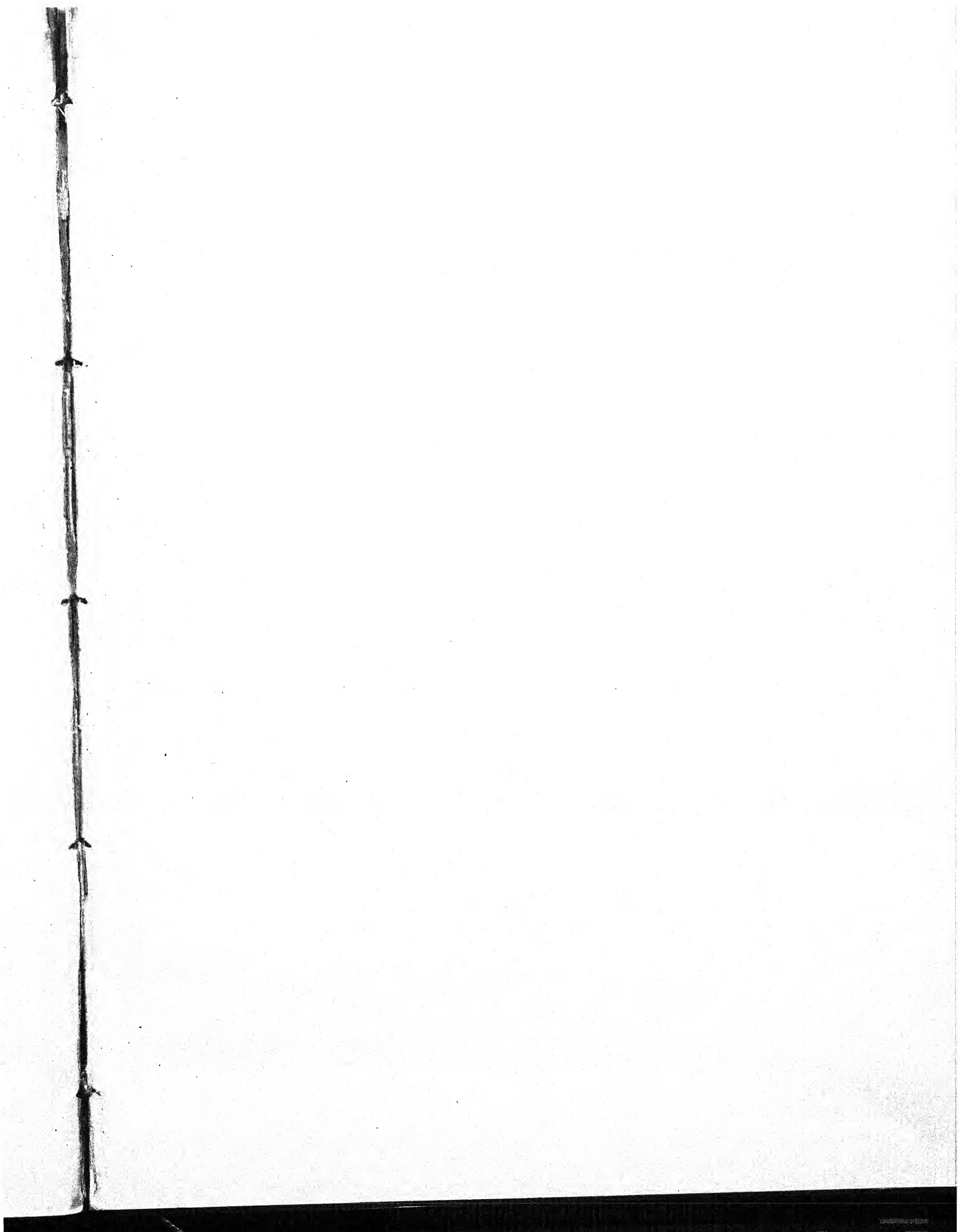


Abb. 19—20: Medianes Leitbündel in der Spreite zweier Schuppen eines Mikrosporangien-schuppenkomplexes im Querschliff (n. 5104). — 500/1.

Abb. 21—22: *Cordaianthus Zeilleri* RENAULT.

Frankreich: Dép. Loire, Grand-Croix bei Saint-Étienne. Mittleres Stephan. (Paläobot. Abteil. Naturhist. Reichsmus. Stockholm.)

- Abb. 21: Medianes Leitbündel in der Spreite einer sterilen Schuppe aus einem Samenschuppenkomplex, kurz oberhalb des Austritts aus der Achse quergeschnitten (n. S. 5056). — 500/1.
- Abb. 22: Medianes Leitbündel in der Spreite einer sterilen Schuppe aus einem Samenschuppenkomplex, etwa in der mittleren Zone quergeschnitten (n. S. 3446 F 2). — 500/1.
-





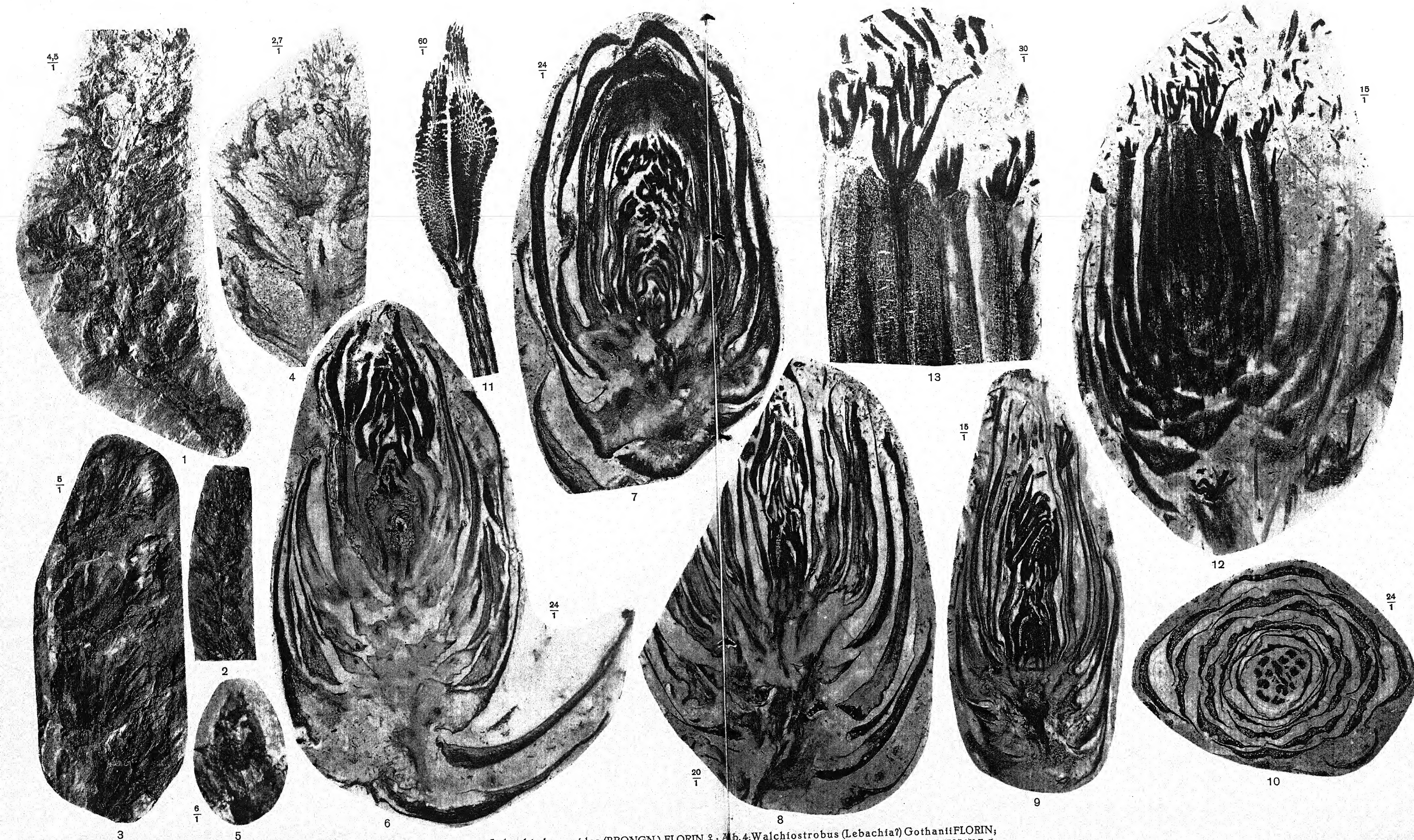


Abb. 1—3: *Lebachia hypnoides* (BRONGN.) FLORIN ♀; Abb. 4: *Walchiostrobus* (*Lebachia*?) *Gothanii* FLORIN;  
 Abb. 5: *Walchia* (*Ernestiodendron*?) *Arnhardtii* FLORIN ♀; Abb. 6—11: *Cordaianthus Saportanus* RENAULT ♂;  
 Abb. 12—13: *Cordaianthus Penjoni* RENAULT ♂.

R. Florin: Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms.



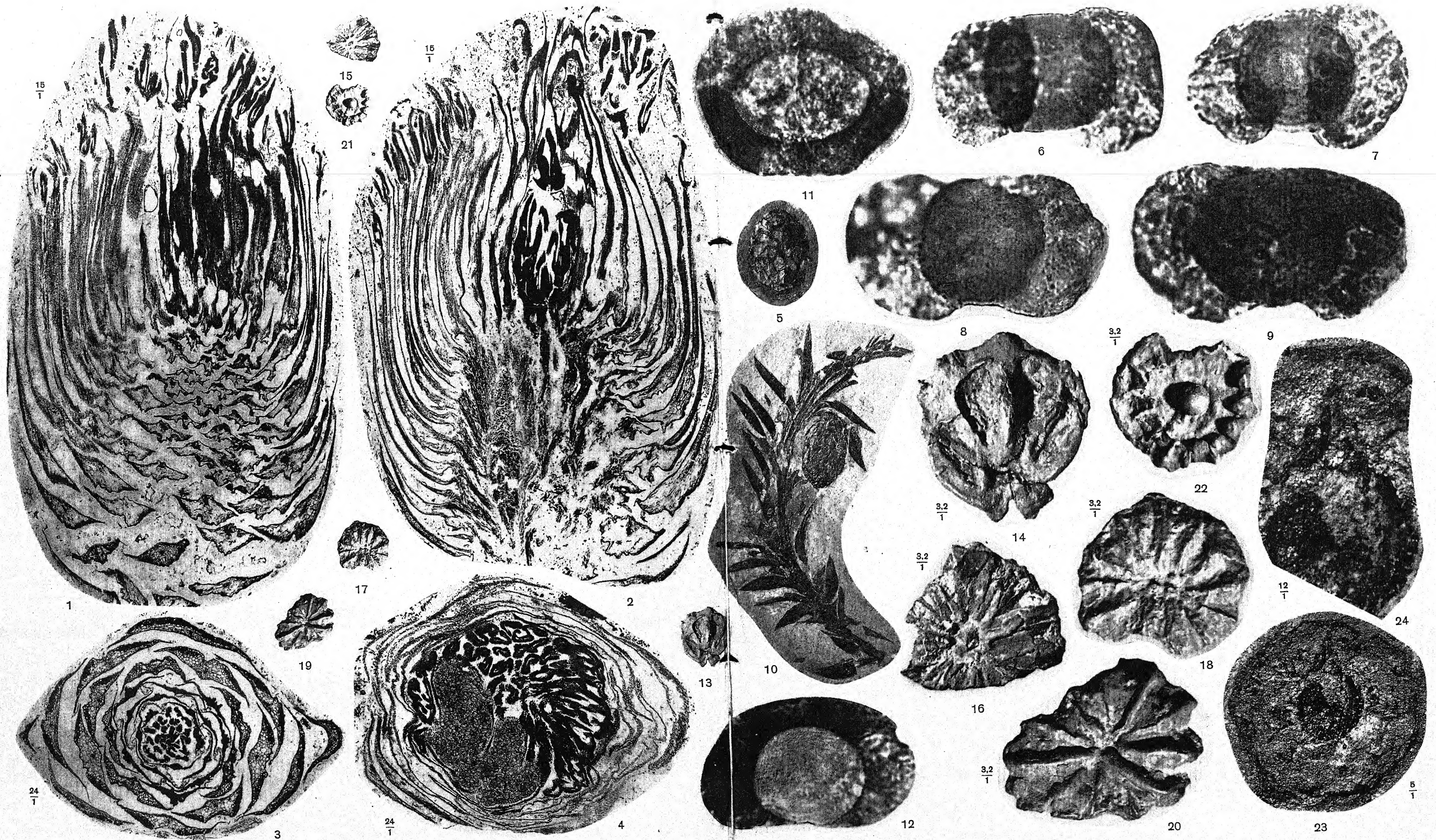
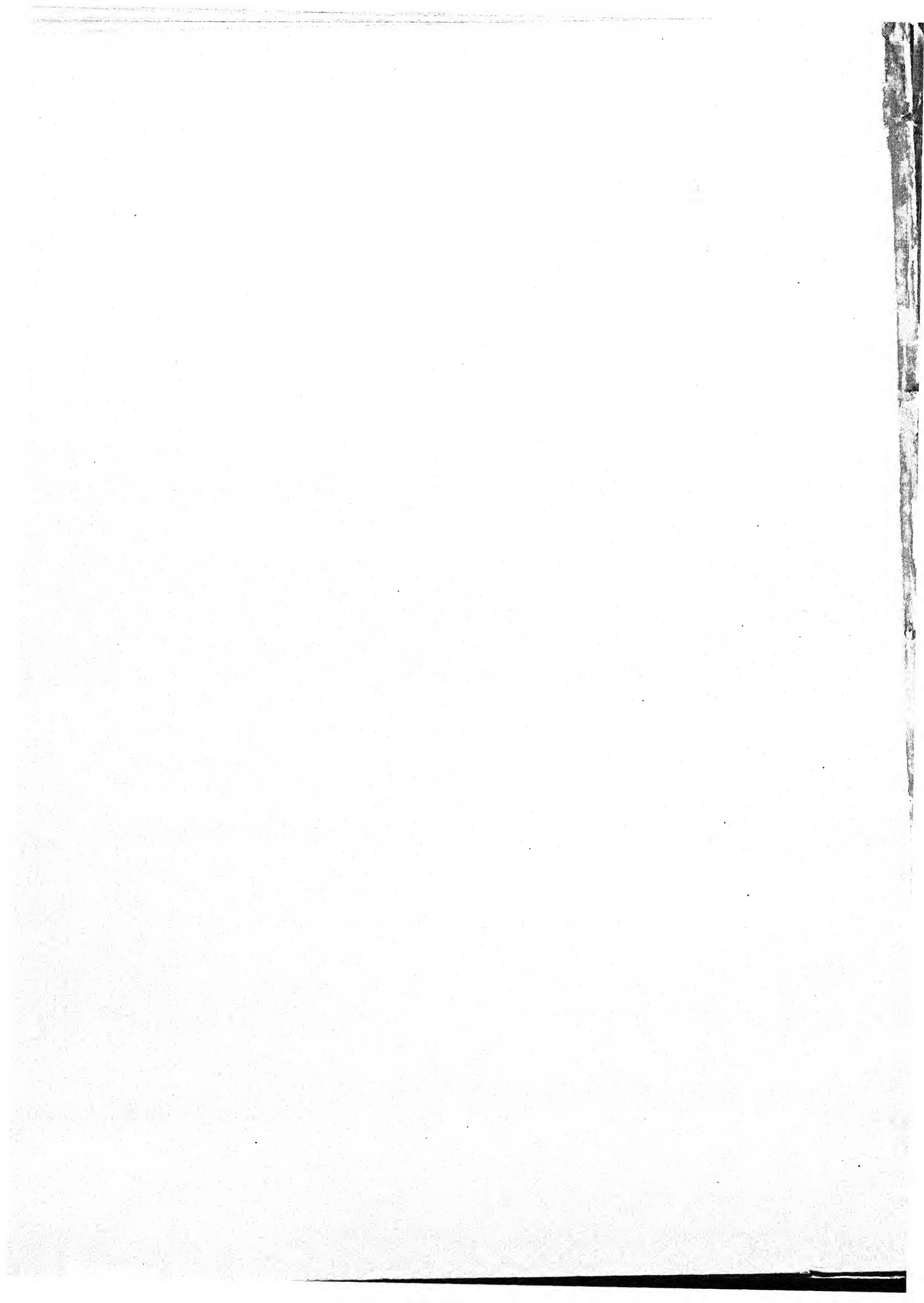


Abb. 1—2: *Cordaianthus Penjoni* RENAULT ♂; Abb. 3—4: *Cordaianthus Saportanus* RENAULT ♂;  
 Abb. 5—9: cf. *Ullmannia Bronnii* GOEPP. ♂; Abb. 10: *Ullmannia frumentaria* (SCHLOTH.) GOEPP. ♂;  
 Abb. 13—22: *Strobilites Bronnii* (GOEPP.) SOLMS (parth.) ♂; Abb. 23—24: *Walchianthus* spec.

R. Florin: Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms.





Sporangien tragen, während die meisten steril bleiben. POTONIÉ stellte sich endlich vor, daß die sterilen gipfelständigen Blätter bisweilen wie die fertilen tiefgeteilt sein können.

Nach VELENOVSKÝ (1905, p. 748) hatten die männlichen Cordaitenblüten eine äußere Hülle aus schuppenförmigen Hochblättern und enthielten zahlreiche, spiralig angeordnete Staubblätter mit langen Fäden, welche von 2—5-armigen Staubbeuteln abgeschlossen waren.

LOTSY (1909, p. 775) schloß sich der im vorhergehenden referierten Ansicht von SOLMS-LAUBACH an und betrachtete den männlichen Zapfen von *Ginkgo* als mit dem Staubblatt von *Cordaites* homolog! Die männliche Cordaitenblüte ist also nach ihm ein axillärer Zweig, der an seiner Spitze eine Anzahl von zu Sporangien reduzierten Sporophyllen trägt.

SEWARD (1917, p. 269) hat die Deutung RENAULT's akzeptiert, während COULTER u. CHAMBERLAIN (1917, p. 172), GOTHAN (1920, p. 252), HIRMER (1932, p. 136, Note), CHAMBERLAIN (1935, p. 178) und von WETTSTEIN (1935, p. 495) sich im wesentlichen der Ansicht von H. POTONIÉ angeschlossen haben. COULTER u. CHAMBERLAIN schreiben: „It is evident that this strobilus is to be interpreted as a mixture of sterile and fertile microsporophylls. ... the staminate strobilus of the *Cordaitales* is a simple one, and ... the stamen stalk is a filament. The suggestion that each stamen is a „flower“, and that therefore the stamen stalk is a branch (pedicel), is an attempt to interpret this strobilus by the staminate strobilus of *Gnetales* or by certain types of angiosperm inflorescence, an attempt which singularly disregards the sequence of evolution.“

SCOTT (1923, p. 312; vgl. auch 1924 b, p. 111) führt nach einer Diskussion über die von RENAULT und SOLMS-LAUBACH geäußerten Ansichten folgendes an: „The staminiferous flowers ... are very different from anything known to us, either in the *Cycadaceae* or the true *Coniferae*. A comparison, though in either case a remote one, is possible with the *Gnetaceae* (*Gnetum* or *Ephedra*), on the one hand, or with *Ginkgo*, on the other. On the former alternative, we should have to regard the stalked tuft of pollen-sacs as representing an axis, bearing sessile anthers; on the latter, we should interpret it as a single sporophyll, with terminal microsporangia. The latter view is the simpler, and the analogy with *Ginkgo*, in many respects a primitive type, is more valuable than that with the highly specialized *Gnetaceae*. On any view, however, the organization of the male flower of *Cordaites* is quite peculiar and unlike that in other Gymnosperms, and even if it stood alone would serve to mark them as a distinct Order.“

Nach ZIMMERMANN (1930, p. 286), dessen Auffassung am meisten mit derjenigen POTONIÉ's übereinstimmt, treten besonders am oberen Ende der Zäpfchenachse anstelle von Hüllschuppen einige mit Schuppen untermischte, gestielte, mehrfach verzweigte, auch in seinen Teilen radiäre Sporangienstände mit terminalen Sporangiengruppen auf. Nach ihm entspricht der Bau einer solchen Sporangiengruppe völlig dem Urtyp der Sporangienstände bei den Psilophyten und *Primoſilices*.

Aus der gegebenen Literaturübersicht geht hervor, daß es im wesentlichen drei Deutungen der männlichen Reproduktionsorgane der Cordaiten gibt:

1. Zusammengesetzte Blütenstände mit blattachselständigen einfachen Teilblütenständen oder Zäpfchen. Diese aus einer Achse mit spiralig gestellten Schuppenblättern und ähnlich angeordneten Blüten bestehend, welche entweder zu 2—3 gruppiert ausschließlich dem Achsenscheitel angehören oder daneben mit den Schuppenblättern untermischt der ganzen Achse entlang isoliert und achselständig auftreten. Blüten nur aus einigen Staubblättern zusammengesetzt, die aus einem modifizierten Schuppenblatt, einem Staubfaden, und 3—4 Staubbeuteln bestehen. (RENAULT, SCHENK 1884 und SEWARD.)
2. Zusammengesetzte Blütenstände mit blattachselständigen Teilblütenständen oder Zäpfchen. Diese aus einer Achse mit spiralig gestellten Schuppenblättern und ähnlich angeordneten Blüten bestehend, welche entweder zu 1—2 dem Achsenscheitel angehören oder außerdem mit den Schuppenblättern untermischt der ganzen Achse entlang isoliert und achselständig auftreten. Blüten nur aus einem Blütenstiel und etwa 5—6 Pollenbehältern bestehend. (SOLMS-LAUBACH, SCHENK 1888 und LOTSY.)
3. Einfache Blütenstände mit blattachselständigen Blüten oder Zäpfchen. Diese aus einer Achse mit spiralig gestellten sterilen Schuppenblättern und wahrscheinlich übereinstimmend angeordneten, entweder auf den Achsenscheitel beschränkten oder der ganzen Blütenachse entlang auftretenden Staubblättern, Mikrosporophyllen oder Sporangienständen bestehend, die meist je 6 terminale Pollensäcke tragen. (DE SAPORTA u. MARION, H. POTONIÉ, COULTER u. CHAMBERLAIN, CHAMBERLAIN, VON WETTSTEIN, SCOTT und ZIMMERMANN.)

In zwei kleineren Arbeiten (FLORIN 1936 b, p. 629, und 1939, p. 550) habe ich mich bereits kurz über die Morphologie der männlichen Cordaitenzäpfchen geäußert, worauf hier hingewiesen sein mag. Im Anschluß daran hat DARRAH [1939, p. 203, und 1940, p. (3)] denselben Gegenstand behandelt. An Hand von echt versteinertem Material aus dem Pennsylvanian (Des Moines-Serie) von Iowa in den Vereinigten Staaten, das geologisch also etwas älter ist als das französische, hat dieser Autor

eine auf weiblichen und männlichen Zäpfchen gegründete Art, *Cordaianthus Shuleri* DARRAH aufgestellt<sup>17)</sup>. Die männlichen Zäpfchen oder Strobili sind blattachselständig und tragen ein oder mehrere, im Querschnitt abgeflachte Mikrosporophylle, die in je 6 terminale, aufrechte Mikrosporangien oder Pollensäcke ausgehen. Die Zäpfchen scheinen spiralig um ihre Mutterachse angeordnet und allseits, also nicht zweizeilig gerichtet zu sein. DARRAH glaubt, daß *C. Shuleri* im Gegensatz zu dem entsprechenden französischen Material zu Stämmen vom *Mesoxylon*-Bau gehört hat.

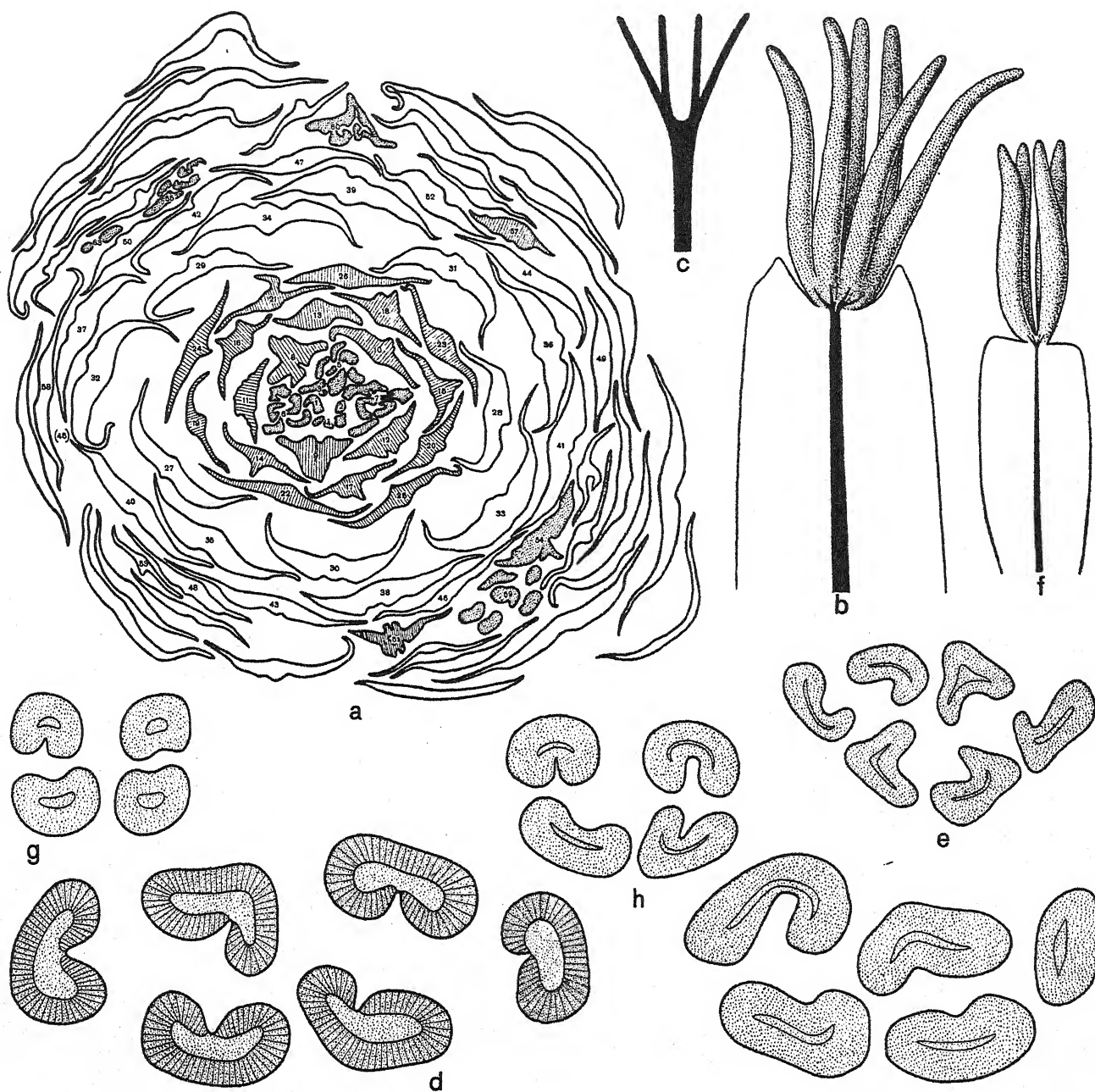
Meine eigene Untersuchung umfaßt zwei der von RENAULT aus Frankreich — Grand-Croix bei Saint-Étienne (Dép. Loire) — beschriebenen mittelstephanischen Arten, nämlich *Cordaianthus Penjoni* und *C. Saportanus*. Von *C. Shuleri* ♀ stehen mir zwar, dank dem Entgegenkommen des Herrn W.-C. DARRAH (Cambridge, Mass., USA.), einige „Peel“-Präparate zur Verfügung, aber sie sind in diesem Zusammenhang nicht von Bedeutung.

Abb. 12, Taf. CLXVII/CLXVIII, und Abb. 2 und 1, Taf. CLXIX/CLXX, zeigen drei aufeinanderfolgende Längsschliffe durch ein ca. 11 mm langes und 6,5 mm dickes männliches Zäpfchen (Mikrosporangenschuppenkomplex) von *Cordaianthus Penjoni*. Die etwa 6 mm lange und 2 mm dicke, mit weitem Mark versehene Achse weist radiäre Organverteilung auf und trägt viele lineal-lanzettliche, ungestielte, meist 0,8–1,5 mm breite, beiderseits stumpf gekielte, aber distalwärts zunächst allmählich stärker abgeflachte, also bifaziale, einaderige Schuppen, die dicht gestellt sind und einander übergreifen. Sie sind ferner am Grunde meist abstehend bis fast gespreizt, richten sich aber schnell aufwärts und biegen sich im apikalen Teil des Zäpfchens sogar etwas einwärts um den Achselscheitel herum. Die am Scheitel selbst stehenden sind von Anfang an aufrecht. Zahlreiche solche abgeflachten Schuppen sind fertil und tragen je einen endständigen Büschel von aufrechten Mikrosporangien<sup>18)</sup>. Während die sterilen einfachspitzig und spitz oder stumpf sein dürften, ist die Spreite der Mikrosporangenschuppen an der Spitze gestutzt und sogar ausgerandet. Sie verschmälert sich dort plötzlich und geht in die Basis des Sporangienbüschels über. Dieser Büschel setzt sich aus meist 6 ungestielten, schmal-zyllindrischen, am Grunde aneinandergesetzten Mikrosporangien zusammen, die bis etwa 1,3 mm lang sind. Abb. 13, Taf. CLXVII/CLXVIII, zeigt drei Mikrosporangenschuppen mit ihren terminalen Sporangienbüscheln bei 30-facher Vergrößerung, Abb. 10, Taf. CLXXI/CLXXII, eine vierte solche Schuppe etwas weniger stark vergrößert. Die einzelnen Sporangien entfernen sich zunächst meist schwach bogenförmig voneinander in der Basalregion, richten sich dann auf und biegen sich im apikalen Teil etwas auswärts. Die mediane Ader teilt sich wiederholt im distalen verdickten Teil der Schuppenspreite und sendet einen kurzen Zweig in jede der Mikrosporangienbasen (vgl. Abb. 5, Taf. CLXXI/CLXXII). Textabb. 38 b veranschaulicht schematisch die Morphologie der Mikrosporangenschuppen (Mikrosporophylle) von *Cordaianthus Penjoni* in Fazialansicht. Textabb. 38 c zeigt ein in dieser Ansicht dargestelltes Schema der Adergabelungen in der Distalpartie einer derartigen Schuppe, wozu zu bemerken ist, daß die inneren Gabelzweige in Wirklichkeit je einem Paar entsprechen (vgl. Abb. 5, Taf. CLXXI/CLXXII). Textabb. 38 d und e (siehe auch Abb. 7–8, Taf. CLXXI/CLXXII) stellen zwei quergeschnittene Sporangienbüschel dar. Jene zeigt die typische Orientierung und Anordnung der Sporangien in zwei Dreiergruppen, diese eine anomale Orientierung derselben (vgl. unten). Abb. 7, Taf. CLXXI/CLXXII, und Textabb. 38 d geben über die Öffnungsweise der mit einem kräftigen Exothecium versehenen Mikrosporangien Auskunft. An der gegen das Zentrum jeder Dreiergruppe gewendeten Seite des einzelnen Sporangiums ist oberhalb seiner basalen Region die Exotheciumschicht in der Medianlinie unterbrochen. Hier riß bei der Reife das Sporangium auf und entleerte die Mikrosporen.

Abb. 12, Taf. CLXVII/CLXVIII, und Abb. 1–2, Taf. CLXIX/CLXX, zeigen Verteilung und Anordnung der Mikrosporangenschuppen genauer als die Zeichnungen von RENAULT (1879, Taf. 16, Abb. 12–15). Nach RENAULT sollten einzelne vermeintlich achselständige Mikrosporangenschuppen in der Nähe der Peripherie des Zäpfchens und daneben einige nicht-achselständige um den Achselscheitel herum gedrängt stehen, im letzteren Falle ohne Untermischung mit sterilen Schuppen. Die meisten Seitenorgane der Achse würden nach ihm sterile Schuppen darstellen. Die neuen Schliffe muß man so deuten, daß bei dieser Art die Mehrzahl der Schuppen tatsächlich Mikrosporangien getragen und die sterilen Schuppen hauptsächlich der basalen Region des Zäpfchens angehört haben. Auch unter ihnen sind aber, wie RENAULT gefunden hat, einzelne Mikrosporangenschuppen vorhanden gewesen (vgl. Abb. 12, Taf. CLXVII/CLXVIII, unten). Die von RENAULT (loc. cit.) in Abb. 12, Taf. 16, veröffentlichte Zeichnung eines Querschnittes durch einen Mikrosporangenschuppenkomplex von *Cordaianthus Penjoni* ist — wahrscheinlich weil sie zu ungenau ausgeführt wurde — für eine Analyse der Stellungsverhältnisse der Schuppen

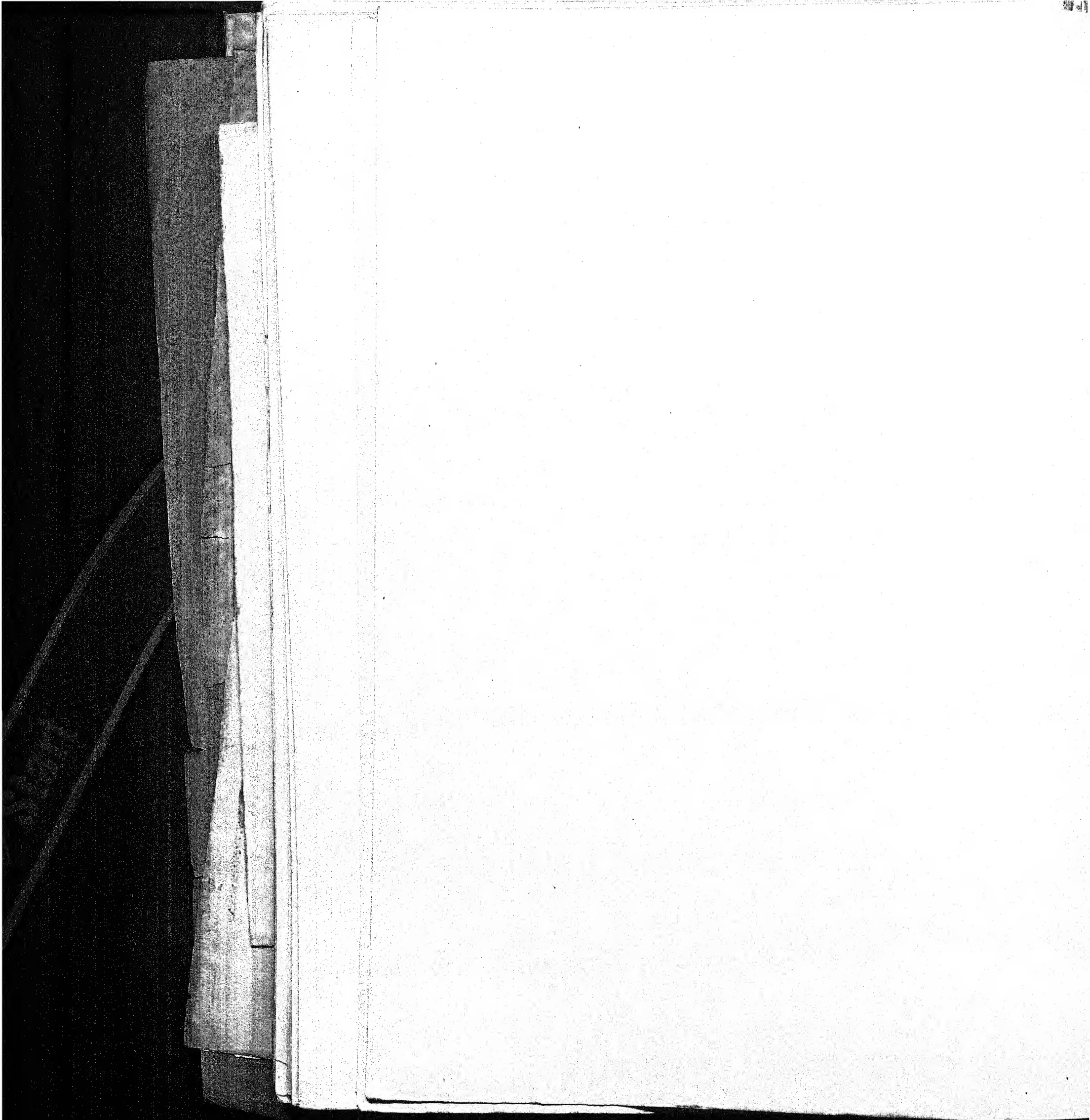
<sup>17)</sup> Meines Erachtens hätten die weiblichen und männlichen Organe zweckmäßig verschiedene Speciesnamen erhalten. Auf diese und andere nomenklatorische Fragen in bezug auf die Cordaiten hoffe ich in einer späteren Arbeit eingehen zu können.

<sup>18)</sup> Die hier festgestellte Gestalt der Mikrosporangenschuppen von *Cordaianthus* zeigt auch ein Schliff in der Sammlung RENAULT's (Mus. Nat. d'Hist. Natur., Paris), der mit der Bezeichnung „B 165 (189) c 17“ versehen ist. Abb. 14, Taf. 16, in der Arbeit von RENAULT (1879) stellt demnach mediane Längsschnitte durch Mikrosporangenschuppen dar.



Textabb. 38. *a—e*. Mikrosporangenschuppenkomplex von *Cordaianthus Penjei* Renault. (Mikrosporangien punktiert.) *a*. Mikrosporangenschuppenkomplex im Querschnitt (vgl. Taf. CLXXI/CLXXII, Abb. 1—2, in der vorliegenden Arbeit; Mikrosporangenschuppen (Mikrosporophylle) schraffiert). Die sterilen und fertilen Schuppen bzw. die zu diesen gehörenden Mikrosporangienbüschel sind von innen nach außen nach der Grundspirale nummeriert; die peripherischen Schuppen wurden dabei unberücksichtigt gelassen (vgl. den Text). — 28,5/1. *b*. Distalpartie einer Mikrosporangenschuppe mit terminalem, aufrechten Sporangienbüschel (vgl. Taf. CLXVII/CLXVIII, Abb. 13, in der vorliegenden Arbeit). — 38/1. *c*. Schema der in Fazialansicht hervortretenden Adergabelungen im distalen Teil des Mikrosporophylls (vgl. Textabb. 39 *c—i*). *d*. Mikrosporangienbüschel mit sechs Sporangien, im apikalen Teil querschnitt, die Ausbildung des Exotheciums zeigend (vgl. Taf. CLXXI/CLXXII, Abb. 7). — 100/1. *e*. Querschnitt von einem Mikrosporangienbüschel in dessen basaler Region, anomale Anordnung und Orientierung der Sporangien zeigend (vgl. Taf. CLXXI/CLXXII, Abb. 8; Exotheciumzellen nicht eingezeichnet). *f—i*. Mikrosporangenschuppe (Mikrosporophyll) und Mikrosporangienbüschel von *Cordaianthus Saportanus* Renault (Mikrosporangien punktiert). *f*. Mikrosporangenschuppe mit terminalem, aufrechten Sporangienbüschel (vgl. Taf. CLXXI/CLXXII, Abb. 12—13). — 38/1. *g—h*. Querschnitte von viergliedrigen Mikrosporangienbüscheln in ihrer basalen Region (vgl. Abb. 10, Taf. CLXVII/CLXVIII, und Abb. 17, Taf. CLXXI/CLXXII; Exotheciumzellen nicht eingezeichnet). — 100/1. *i*. Querschnitt eines Mikrosporangienbüschels in seiner basalen Region, mit fünf Sporangien (vgl. Florin 1936b, Taf. V, Abb. 1; Exotheciumzellen nicht eingezeichnet). — 100/1.

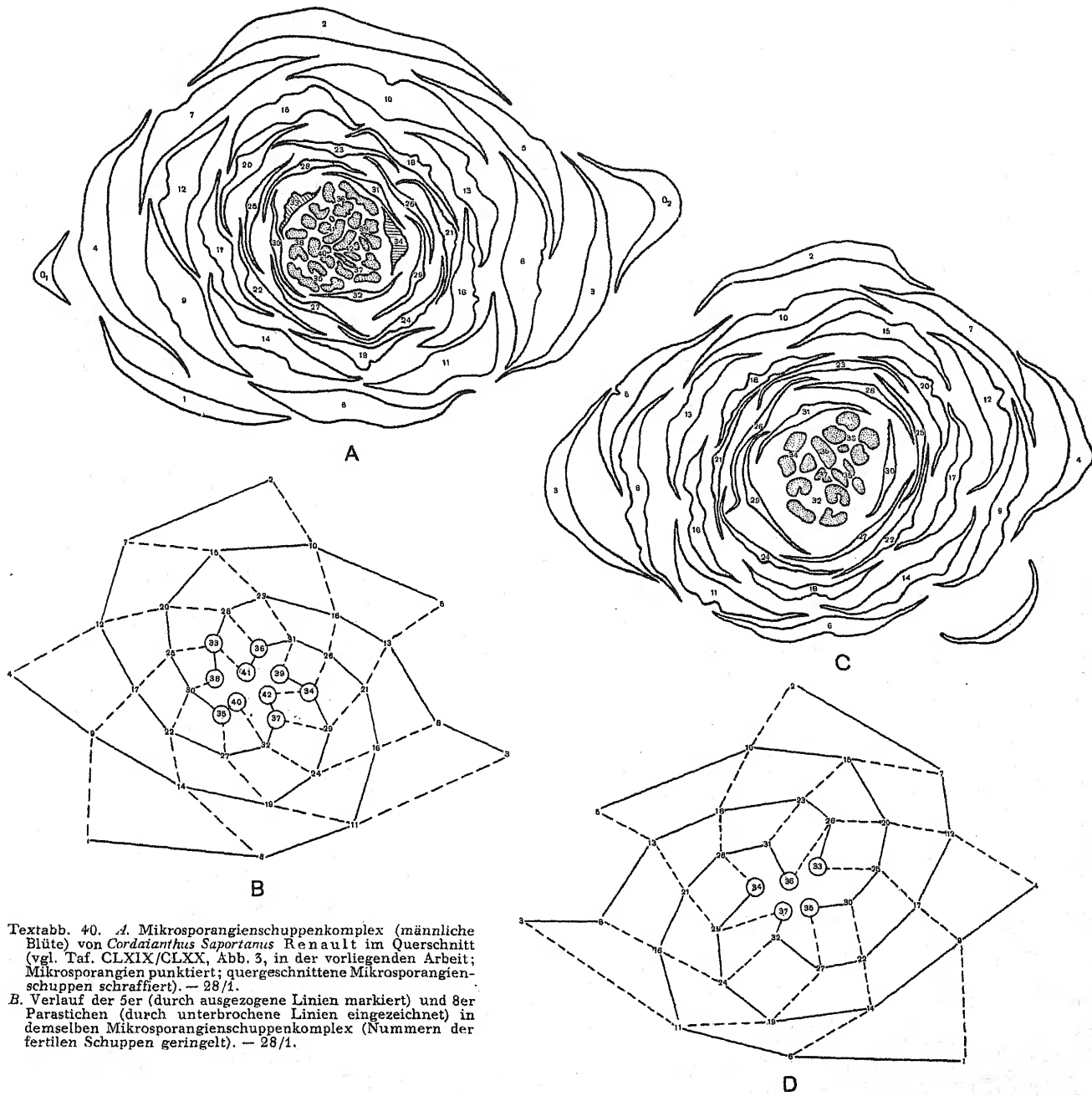




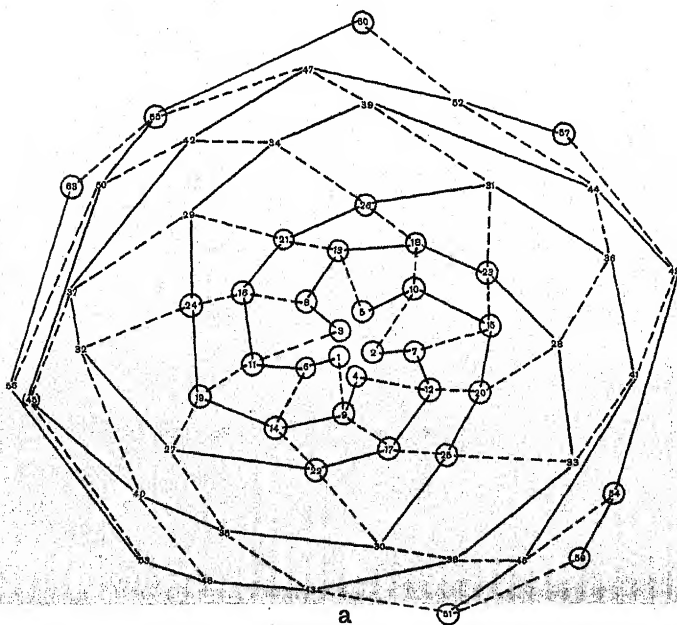
L  
B4

L  
B4

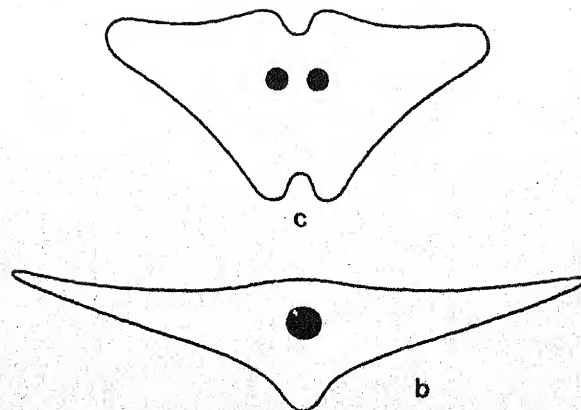
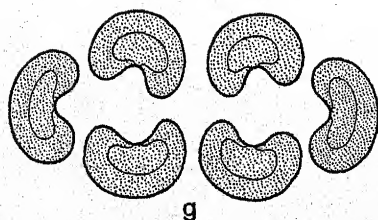
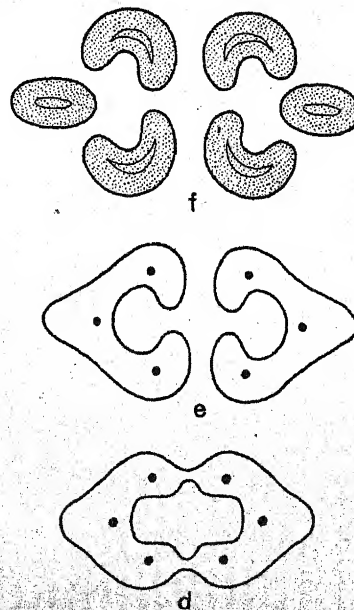




Textabb. 40. A. Mikrosporangien-schuppenkomplex (männliche Blüte) von *Cordaitanthus Saportianus* Renault im Querschnitt (vgl. Taf. CLXXI/CLXXII, Abb. 3, in der vorliegenden Arbeit; Mikrosporangien punktiert; querschnittene Mikrosporangien-schuppen schraffiert). — 28/1.  
B. Verlauf der 5er (durch ausgezogene Linien markiert) und 8er Parastichen (durch unterbrochene Linien eingezeichnet) in demselben Mikrosporangien-schuppenkomplex (Nummern der fertilen Schuppen geringelt). — 28/1.



C. Derselbe Mikrosporangien-schuppenkomplex in einem höher hinauf geführten Querschnitt (vgl. Taf. CLXXII/CLXXIII, Abb. 10, in der vorliegenden Arbeit; Mikrosporangien punktiert). — 28/1.  
D. Verlauf der 5er (durch ausgezogene Linien markiert) und 8er Parastichen (durch unterbrochene Linien eingezeichnet) in demselben Mikrosporangien-schuppenkomplex (Nummern der fertilen Schuppen geringelt). — 28/1.



Textabb. 39. a. Verlauf der 5er (durch ausgezogene Linien markiert) und 8er Parastichen (durch unterbrochene Linien eingezeichnet) in dem in Textabb. 38 a dargestellten Mikrosporangien-schuppenkomplex von *Cordaitanthus Penjoni* Renault (unter Anschluß der peripheren Schuppen; Mikrosporangien-schuppen durch Ringel markiert) (vgl. Abb. 1-2, Taf. CLXXI/CLXXII, in der vorliegenden Arbeit). — 28/1.  
b-g. Wiederherstellung einer Querschnittserie durch die distale Partie einer Mikrosporangien-schuppe von *Cordaitanthus Penjoni* Renault (vgl. Taf. CLXXI/CLXXII, in Textabb. 38 a). — 90/1. b. Mittlerer unverzweigter, blattartig abgeflachter und einaderiger Teil der Mikrosporangien-schuppe. c. Distaler unverzweigter, verdickter Teil derselben mit isotomer Adergabelung. d. Basis des Mikrosporangienbüschels; jede der beiden Gabeladern in c hat sich in drei geteilt. (Die Ausrandung an der Spitze der ungeteilten Partie der Mikrosporangien-schuppe wurde der Übersichtlichkeit halber nicht berücksichtigt.) e. Die erste Gabelung der Schuppe selbst hat unmittelbar oberhalb Schnitt d stattgefunden. f. Die beiden Hälften des Mikrosporangienbüschels in e haben sich in je drei Mikrosporangien aufgelöst. g. Endgültige Orientierung der sechs Mikrosporangien. Mikrosporangien punktiert.



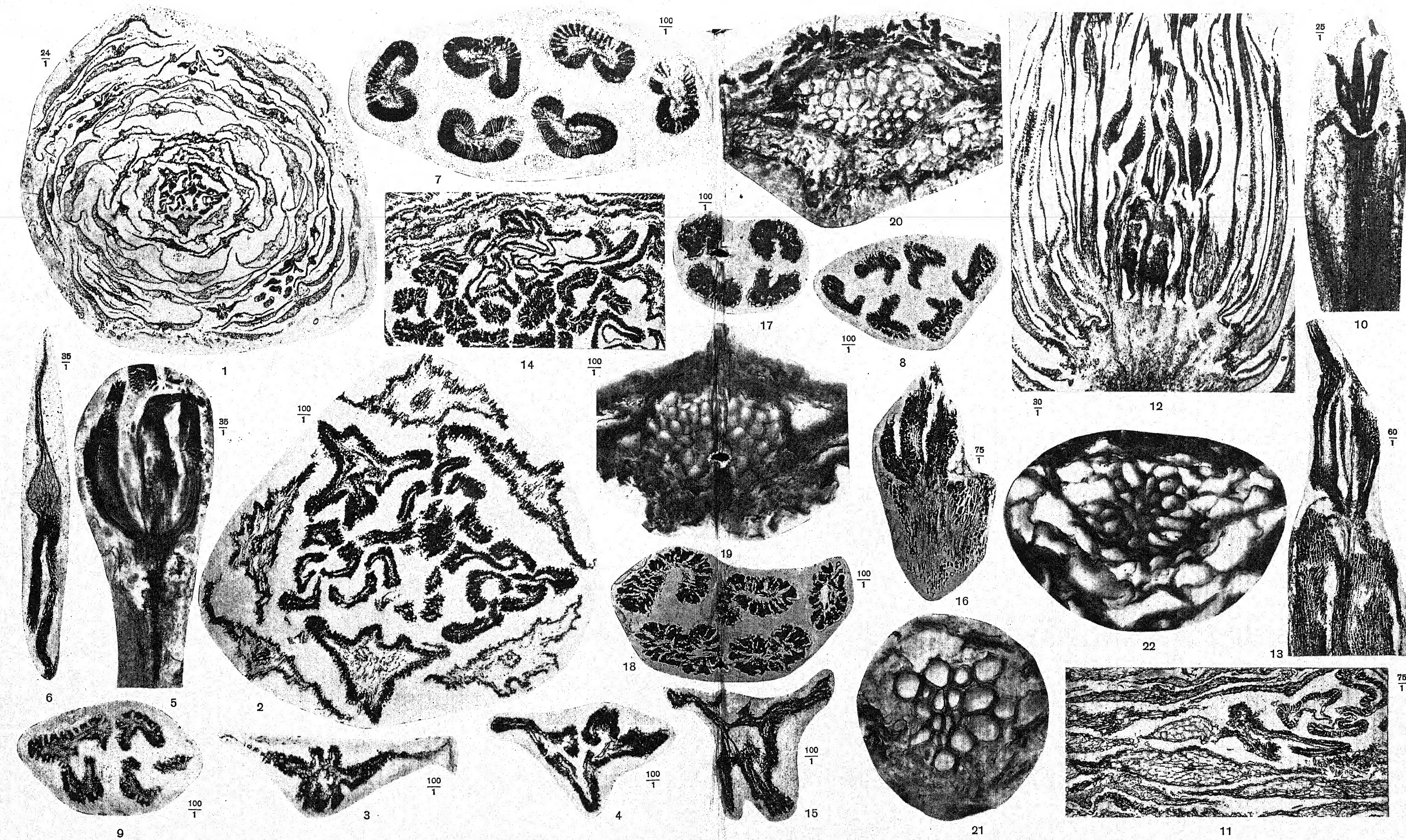


Abb. 1—11. *Cordaianthus Penjoni* RENAULT ♂; Abb. 12—20. *Cordaianthus Saportanus* RENAULT ♂;  
Abb. 21—22. *Cordaianthus Zeilleri* RENAULT ♀.

R. Florin. Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms.